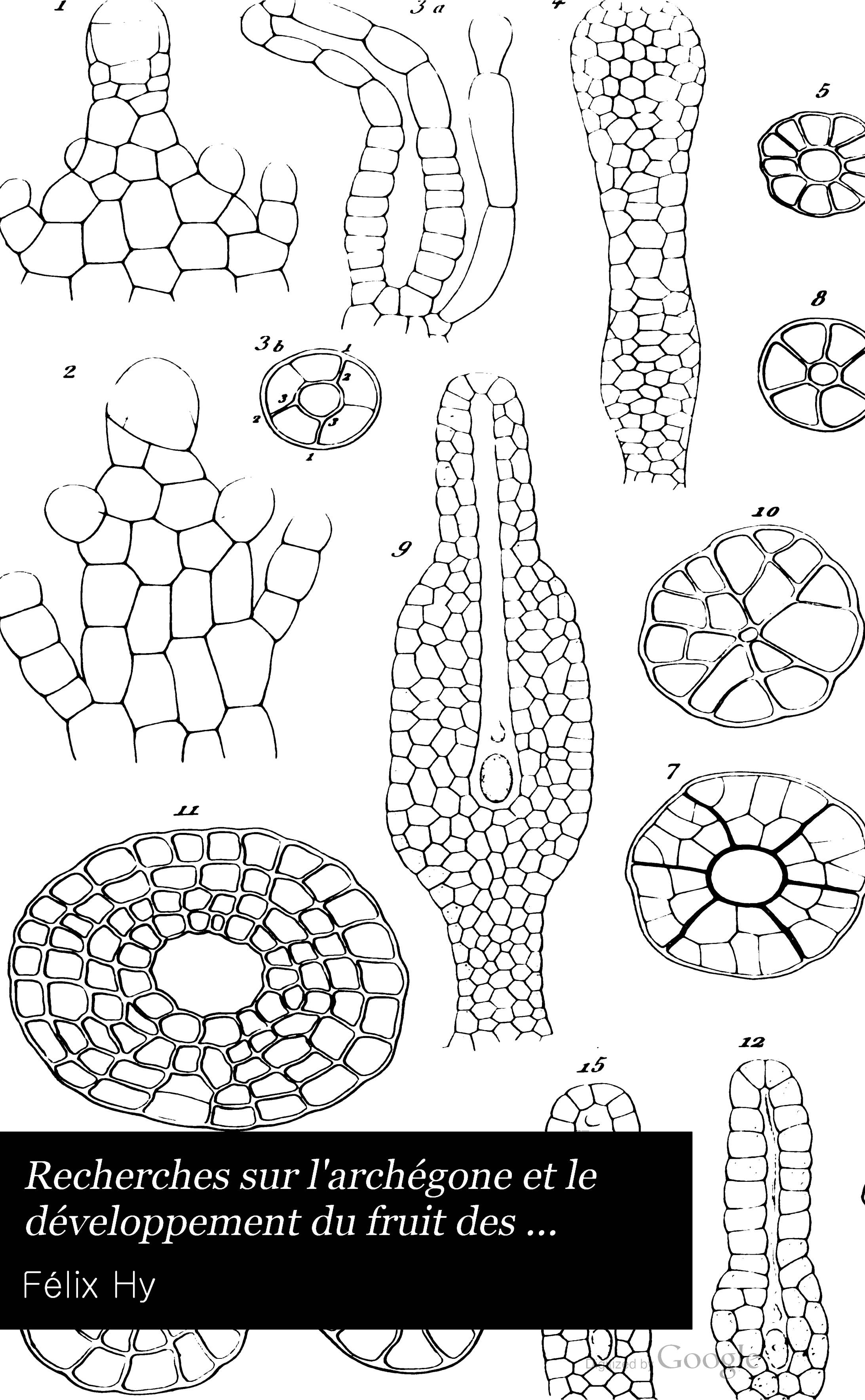
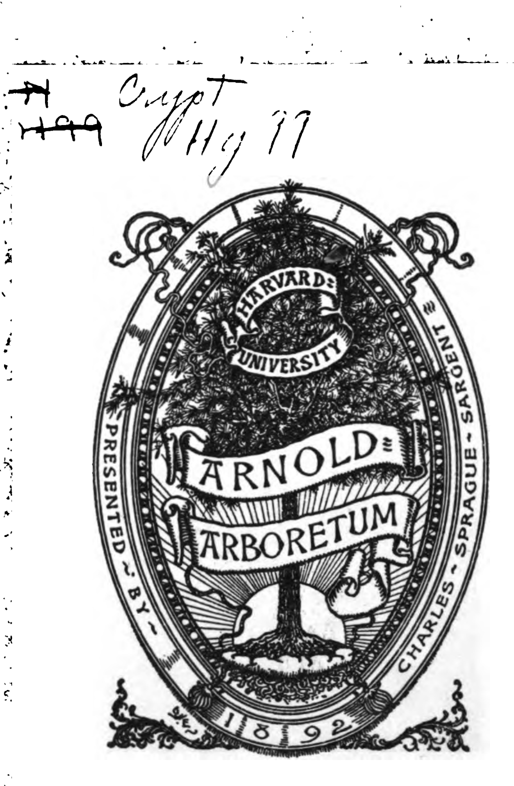


Recherches sur l'archégone et le développement du fruit des ...

Félix Hy


3 2044 106 317 837


HARVARD
UNIVERSITY
ARNOLD
ARBORETUM
PRESENTED BY
CHARLES SPRAGUE SARGENT
1892

SÉRIE A, N° 60.
N° D'ORDRE
510

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

L'abbé F. HY

Chargé du cours de botanique à la Faculté libre des sciences d'Angers.

1re THÈSE. — RECHERCHES SUR L'ARCHÉGONE ET LE DÉVELOPPEMENT DU FRUIT DES MUSCINÉES.

2e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 18 Juillet **devant la commission d'examen**

MM. HÉBERT. . . . . *Président.*
DUCHARTRE . . . . } *Examinateurs.*
DE LACAZE-DUTHIERS. . . }

PARIS

G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

Boulevard Saint-Germain, en face de l'École de médecine

1884

A M^r^ [illegible] hommage de l'au[illegible]

[illegible]

SÉRIE A, N° 60.
N° D'ORDRE
510

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

L'abbé F. HY

Chargé du cours de botanique à la Faculté libre des sciences d'Angers.

1re THÈSE. — RECHERCHES SUR L'ARCHÉGONE ET LE DÉVELOPPEMENT DU FRUIT DES MUSCINÉES.

2e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le juillet devant la commission d'examen

MM. HÉBERT. . . . . *Président.*
DUCHARTRE . . . . } *Examinateurs.*
DE LACAZE-DUTHIERS. . . }

PARIS

G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

Boulevard Saint-Germain, en face de l'École de médecine

1884

ACADÉMIE DE PARIS

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

	MM.	
Doyen	MILNE EDWARDS, Professeur.	Zoologie, Anatomie, Physiol. comparée.
Professeurs honoraires.	DUMAS.	
	PASTEUR.	
Professeurs	P. DESAINS	Physique.
	HÉBERT	Géologie.
	DUCHARTRE	Botanique.
	JAMIN	Physique.
	SERRET	Calcul différentiel et intégral.
	DE LACAZE-DUTHIERS	Zoologie, Anatomie, Physiol. comparée.
	BERT	Physiologie.
	HERMITE	Algèbre supérieure.
	BOUQUET	Mécanique physique et expérimentale.
	TROOST	Chimie.
	WURTZ	Chimie organique.
	FRIEDEL	Minéralogie.
	OSSIAN BONNET	Astronomie.
	DARBOUX	Géométrie supérieure.
	DEBRAY	Chimie.
	TISSERAND	Astronomie.
	LIPPMANN	Calcul des probabilités, Physiq. math.
Chargé de cours	APPELL	Mécaniq. rationnelle.
Agrégés	BERTRAND	Sciences mathémat.
	J. VIEILLE	*Id.*
	PELIGOT	Sciences physiques.
Secrétaire	PHILIPPON.	

BOURLOTON. — Imprimeries réunies, A, rue Mignon, 2, Paris.

RECHERCHES SUR L'ARCHÉGONE

ET LE

DÉVELOPPEMENT DU FRUIT DES MUSCINÉES

Par M. HY.

Par une conséquence naturelle de l'évolution des sciences expérimentales, on observe que l'étude de toute question passe par une série de phases successives. C'est ainsi qu'une période de recherches analytiques succède presque toujours à une première tentative de généralisations précipitées, puis les faits eux-mêmes, mieux connus, deviennent le point de départ d'une nouvelle synthèse.

Depuis quelques années, la morphologie végétale a fait de grands progrès; on a appris à connaître dans ses moindres détails la structure des organes végétatifs et reproducteurs, on en a suivi les plus faibles variations, puis un jour, frappé de certains caractères communs, on a saisi un enchaînement et essayé d'en exposer les lois.

Il y a quelques années à peine, de premiers efforts ont été tentés en vue d'établir une certaine homologie entre les organes sexués des Cryptogames et des Phanérogames; cette tentative a fait naître une brillante série de travaux, qui, s'ils n'ont pas atteint le but proposé, ont poussé du moins l'esprit d'analyse à un degré inconnu jusque-là.

Nous possédons aujourd'hui l'un des termes de la question; on connaît la structure et l'évolution de l'anthère et du sac embryonnaire des Phanérogames. Il n'en est pas de même de l'appareil sexué des Cryptogames. Les nombreuses recherches entreprises à ce sujet ont été dirigées trop souvent par le désir de montrer les affinités naturelles de ces plantes, dans un sens

beaucoup plus étroit que celui où les considère la science actuelle. La connaissance des faits généraux ne suffit plus aujourd'hui; mille détails, méconnus jusqu'ici, peuvent avoir leur importance pour la solution des grandes questions philosophiques qui occupent tous les esprits. Il nous a paru qu'il était temps de les soumettre à une étude plus approfondie, et abordant ici l'un des termes de cette série, nous nous sommes proposé d'étudier spécialement le développement de l'appareil sexué des Muscinées. Il s'agit, en d'autres termes, de connaître exactement l'évolution de l'archégone et du sporogone qui en provient, sans aborder ici la comparaison morphologique avec les Phanérogames pour laquelle trop de données nous font encore défaut.

Ce travail comprendra trois parties ayant pour objet :

1° L'archégone;

2° Le développement du fruit;

3° L'application à la classification naturelle des Muscinées.

DE L'ARCHÉGONE

Et d'abord, que faut-il entendre sous le nom d'archégone? Si nous consultons les ouvrages classiques, nous n'y trouvons même pas les éléments d'une réponse précise. La plupart des auteurs laissent complètement dans l'ombre la notion de l'archégone; à peine quelques-uns essayent-ils d'en fonder une définition sur de petits détails de structure, tels que la forme extérieure de l'organe adulte. M. de Janczewski lui-même n'est guère plus explicite dans les conclusions qui terminent son mémoire (1). Cette réserve, de la part d'un observateur à qui l'on doit la connaissance de tant de faits relatifs à l'archégone, est assez significative; nul doute que, si la conception en eût été bien claire, elle ne se fût dégagée d'elle-même. « Si nous résumons, dit-il, les résultats auxquels l'histoire du développement de l'archégone nous a conduits, nous pouvons admettre que les deux divisions des Cryptogames supérieures possèdent comme organe femelle un archégone. Celui-ci est toujours le même organe dans ses relations morphologiques et physiologiques, et ainsi la parenté naturelle de ces deux classes est très clairement démontrée. Mais, si nous entrons dans les détails de l'organisation, nous acquérons la conviction que chacune de ces divisions possède son propre type d'archégone, dont aucun représentant ne s'écarte jamais. »

Ces expressions, dont le vague n'échappe à personne, résument parfaitement l'état actuel de la question, et seront le point de départ de nos recherches présentes. Nous essayerons de mettre en relief les caractères généraux et particuliers des organes connus sous le nom d'archégone, ce sera le moyen le plus sûr de nous fixer sur le sens qu'il convient d'attacher à ce mot.

Pour atteindre à la précision de langage qu'exigent les

(1) *Vergleichende Untersuch. über die Entwick. des Archegoniums* (*Bot. Zeit.*, 1872, n° 21, p. 442).



sciences naturelles, il devient parfois nécessaire de soumettre à la critique des notions consacrées par l'usage. Sans négliger aucun des documents historiques qui se rapportent à une question, et tout en cherchant à concilier le vocabulaire le plus usité avec la logique qui ressort clairement des faits observés, une discussion sérieuse ne doit pas hésiter à sacrifier résolument la première terminologie, lorsque, en dépit de tous les efforts, l'accord est impossible.

Bien que leur importance soit inégale, il est indispensable toutefois de puiser à l'une et à l'autre source les éléments de solution qu'elles peuvent renfermer. Commençons par le premier point.

RECHERCHE HISTORIQUE SUR L'USAGE DU MOT ARCHÉGONE.

Le terme d'archégone fut introduit dans le langage scientifique par Bischoff, en 1835, pour désigner l'organe producteur du fruit dans les plantes inférieures. « Il devrait y avoir une expression générale, dit-il, pour nommer le fruit des Cryptogames au moment où il apparaît comme partie distincte; ses modifications dans les diverses familles pourraient s'indiquer facilement par une épithète, ainsi dans les Muscinées on l'appellerait *archégone* pistilliforme (1). » Le but évident de l'auteur était de substituer un terme plus exact à celui de *pistil* employé communément avant lui. Malheureusement la nouvelle définition, trop vague dans son énoncé, ne ressort pas avec plus de netteté dans le cours de l'ouvrage, où le même mot, appliqué pourtant aux seules Muscinées, est pris dans une acception tantôt restreinte, tantôt plus étendue. Dans le passage cité, l'archégone comprend, il semble, l'oosphère avec son enveloppe, et c'est ainsi qu'il mérite vraiment le nom de pistilliforme. Plus loin, il se rapporte seulement à l'oosphère (la rangée de cellules de canal était alors à peine soupçonnée), et tout au plus aux premiers rudiments du fruit provenant de

(1) *Bemerkungen über die Lebermoose* (*Nova acta Akad. Leop Carol.*, XVII, 1835, p. 920).

l'œuf fécondé : les enveloppes portent la dénomination nouvelle d'*épigone*. C'est ce qu'on lit aux caractères généraux de la famille : « Fructûs primordium (*Archegonium*) *epigonio* styligero indutum. Epigonium plerumque persistens, ante maturitatem sporangii basi solubile, rarius vertice rumpens, calypram apicalem sistens (1). »

La notion de l'archégone, obscure dès le début, devint bientôt l'objet d'une nouvelle confusion, car l'idée physiologique sur laquelle ce terme était établi avait le tort d'être prématurée. A cette époque, on connaissait avec certitude l'origine sexuée du fruit des Mousses, et l'on pouvait conjecturer avec une apparence de raison que l'analogie s'étendrait un jour aux plantes vasculaires. Dès lors, il semblait naturel de donner un nom commun à toutes ces jeunes fructifications cryptogamiques. Malheureusement, les observations ultérieures n'ont pas justifié ces présomptions, et lorsqu'en 1848 le comte Leszczyc-Suminski eut découvert les organes reproducteurs sur le prothalle de Fougères (2), les botanistes hésitèrent sur la désignation qu'il convenait de leur donner. Hofmeister appliqua le terme d'archégone à l'appareil femelle lorsqu'il reconnut son existence chez les Prêles en 1851 (3). La même expression fut adoptée par Ad. de Jussieu dans son *Cours élémentaire*, mais à quelques pages de distance on la retrouve employée pour désigner les rudiments des sporanges asexués, qui naissent sur les frondes adultes. L'inconvénient de se servir du même mot pour des organes absolument différents dans les mêmes plantes devait provoquer de justes observations. Pour fixer les hésitations, Bischoff essaya vainement de ramener l'archégone à son sens étymologique, en désignant ainsi l'appareil sporigène issu de la plante adulte, et réservant le nom d'*ovule* (Keimknospe) pour l'organe femelle des prothalles (4). Mais cette décision, malgré la grande autorité de

(1) *Loc. cit.*, p. 959.
(2) *Ann. sc. nat.*, 3e série, t. XI, p. 119.
(3) *Vergleichende Untersuchungen der höherer Kryptogamen*. Leipzig.
(4) *Ann. sc. nat. Bot.*, 3e série, XIX, p. 236.

son auteur, ne fut pas acceptée. Les botanistes ne purent se résoudre à réunir sous une appellation commune des organes aussi disparates que les jeunes fruits des Muscinées d'origine sexuée, et les sporanges neutres des Cryptogames vasculaires. Le terme d'archégone, dans le sens où essayait de le maintenir Bischoff, rentrait dès lors dans la catégorie des mots inutiles, faute d'une application rigoureuse, et condamnés à tomber d'eux-mêmes dans l'oubli. La routine l'en sauva. Les bryologues s'étaient habitués avec Schimper à attacher ce nom à l'organe femelle des Mousses, et ils le conservèrent, faute d'un terme plus général correspondant à celui d'*anthéridie*.

Au fait, le mot *ovule*, comme le fit justement remarquer M. Clos, ne convenait à aucune de ces plantes cryptogames (1), tandis que celui d'archégone, créé pour les Muscinées, exprime exactement l'évolution de l'organe qui devient le point de départ de leur fruit. On conçoit que son emploi y ait paru tout naturel, aussi fut-il bientôt consacré par l'usage universel.

La confusion commença lorsque les physiologistes, voulant exprimer l'homologie de tous les organes femelles des Cryptogames supérieures, en sont venus à leur appliquer indistinctement le même nom. Une fois dans la voie des rapprochements, il n'y eut plus lieu de s'arrêter; on étendit avec autant de raison, sinon plus, la même dénomination aux corpuscules de l'ovule des Gymnospermes, et l'on discute encore aujourd'hui dans quelle mesure il convient de continuer l'assimilation jusqu'aux Angiospermes.

La tendance à élargir outre mesure le sens du mot *archégone* n'a pas manqué de se produire en sens contraire du côté des plantes inférieures, et plusieurs auteurs, se laissant guider par la même méthode d'analogie, l'ont employé comme synonyme d'oogone pour désigner les organes femelles des Thallophytes.

On voit par cet aperçu que : 1° l'application du terme d'ar-

(1) *Bull. Soc. Bot.*, séance du 10 juillet, t. IV, p. 739.

chégone est loin d'être fixée avec précision, et 2° le sens de ce mot a fini par perdre toute valeur en raison même de l'extension exagérée qu'il a progressivement acquise.

CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES ARCHÉGONES.

L'incertitude des données historiques nous met dès lors à l'aise pour établir une notion rationnelle de l'archégone sans craindre de nous heurter à une tradition nettement formulée, et nous permet de tenir compte avant tout des caractères intrinsèques.

Une plus sérieuse difficulté consiste à se tenir en garde contre deux tendances excessives et opposées : celle de comprendre sous une dénomination commune des parties qui n'ont qu'une ressemblance éloignée, comme aussi de donner des noms différents à des organes évidemment homologues, car il est tout aussi préjudiciable à la science de confondre sous prétexte de synthèse ce qui doit demeurer distinct, que de séparer arbitrairement ce que la nature unit.

Pour garder la juste mesure et trouver la vraie notion que nous cherchons, il est nécessaire d'interroger à la fois la physiologie et la morphologie; c'est sans doute pour s'être exclusivement appuyé sur l'une ou l'autre méthode que l'on est arrivé à des résultats incomplets ou contradictoires. Il ne suffit pas de suivre un membre quelconque dans les formes extérieures qu'il revêt depuis son origine jusqu'à son état adulte, il faut tenir compte encore des fonctions dont il devient le siège et des modifications, souvent tardives, qu'y détermine le travail organique. Une analyse minutieuse et complète pourra seule établir en quoi consistent ces relations entre tous les archégones dont parle M. de Janczewski, et aussi les particularités qui nous obligent à y reconnaître des catégories distinctes.

Caractères généraux des archégones envisagés dans l'ensemble des Muscinées et des Cryptogames vasculaires.

Considérés suivant cette première acception, qui semble aujourd'hui prédominante, ces organes possèdent-ils des caractères communs? Peut-on y signaler en outre des propriétés caractéristiques qui les distinguent de tout autre organe, d'ailleurs voisin? Telles sont les deux questions que nous avons à nous poser.

1° *Caractères communs.* — Quelque soin que l'on apporte à cette recherche, on ne saurait en découvrir que deux. L'un appartient à l'ordre morphologique, et consiste en ce que la cellule mère de l'oogone se dédouble par une cloison transversale en deux cellules, dont l'inférieure devient l'oosphère, et la supérieure rangée ou cellule de canal. Pour cela, la cellule unique ou les cellules nombreuses qui en proviennent finalement gélifient leurs membranes et servent ainsi à conduire les anthérozoïdes.

Le second, purement physiologique, consiste dans l'identité de fonctions. Quelle que soit leur forme variée, ce sont toujours des organes protecteurs de l'oosphère clos à l'origine et s'ouvrant longitudinalement pour la fécondation.

2° *Caractères propres.* — La seconde partie de cette recherche n'aboutit qu'à un résultat négatif. Il n'est pas, en effet, un seul trait d'organisation qui soit spécial à l'archégone considéré dans l'ensemble des Cryptogames supérieures.

Ces caractères, s'ils existaient, ne pourraient être que l'un des deux qui conviennent à tous les archégones; or ni l'un ni l'autre ne peut revendiquer la note distinctive que nous cherchons.

L'existence d'une cellule de canal dans les Gymnospermes a été très nettement établie par les observations de M. Strasburger, car la petite cellule qui surmonte l'oosphère, par la dissociation qu'elle détermine des cellules de la rosette et par sa résorption finale, reproduit exactement les phénomènes qui

se passent dans l'unique cellule de canal des Fougères.

Quant aux fonctions de l'archégone, elles sont moins caractéristiques encore. Outre qu'elles s'observent presque identiques chez les Gymnospermes, elles se retrouvent, à quelques degrés de simplification près, chez plusieurs Thallophytes osporés, où l'oogone constitue aussi un sac protecteur de l'oosphère fermée au début et s'ouvrant au sommet pour la fécondation. Sous ce rapport, on peut dire que les transitions sont insensiblement ménagées depuis les *Vaucheria*, où l'oogone est et reste nu, jusqu'aux *Coleochæte*, où il se recouvre d'une enveloppe après la fécondation, et aux Characées, où la cortication de l'oogone accompagne son développement. De là aux Muscinées il n'y a qu'un pas; il n'est donc pas étonnant que les définitions proposées pour l'archégone manquent de netteté. La ressemblance extérieure sur laquelle on s'est fondé ne peut être regardée comme sérieuse. On a souvent attribué à tous les archégones la forme d'une bouteille; ceci n'est réellement exact que pour la plupart des Hépatiques. Dans les Mousses, ils représentent plutôt une longue colonne presque cylindrique creusée dans son axe jusque vers le tiers ou le quart inférieur et légèrement renflée en ce point. Chez les Fougères qui, avec les Prêles, parmi les plantes vasculaires, s'écartent le moins de la forme assignée, cette bouteille se réduit à un goulot très déprimé; enfin ce col même manque totalement dans les *Anthoceros*, les *Isoetes* et les Sélaginelles. D'autre part l'apparence lagéniforme d'un grand nombre d'oogones de Thallophytes achève d'enlever toute valeur à la définition proposée.

De ce qui précède on est forcé de conclure en toute rigueur que l'emploi du mot archégone pour les organes femelles des Muscinées et des Cryptogames vasculaires ne peut être justifié, puisque sa notion ne repose sur aucune base solide. Par suite, le nom d'Archégoniatées donné en commun à ces deux groupes de végétaux, bien qu'il tende à devenir aujourd'hui prédominant, n'exprime aucune propriété caractéristique et doit être abandonné.

Caractères généraux de l'archégone des Muscinées.

Si nous envisageons maintenant l'archégone dans le groupe plus restreint des Muscinées, nous y découvrons immédiatement plusieurs caractères importants qui lui assurent une autonomie incontestable. Ces propriétés générales ressortent du développement de l'organe et de sa nature morphologique.

1° *Caractères tirés du développement.* — Hofmeister, à qui l'on doit les premières recherches sur ce point, attribuait la croissance de l'archégone à une cellule terminale à deux faces produisant deux rangées longitudinales de cellules par les segmentations alternatives de sa base ; d'après lui, la rangée axile ne se formait que plus tard par des cloisons périclines (1). M. Kny le premier vit bien que la cellule axile, dans le *Riccia Bischoffii*, résultait des premières divisions tangentielles de la cellule mère, mais il crut y distinguer quatre cloisons longitudinales et, par suite, quatre cellules périphériques (2). M. Strasburger décrivit un mode de formation analogue dans le M. *Marchantia* (3) M. E. Kühn, de son côté, observait dans les *Andreæa* la même apparition des cloisons tangentielles, mais au nombre de trois seulement : d'ailleurs chacune des trois cellules périphériques se dédoublait aussitôt par une cloison longitudinale radiale (4). M. de Janczewski, étendant ses recherches aux divers groupes des Muscinées, confirma les observations de M. Kühn (5). Enfin M. Leitgeb a montré que cette croissance est générale dans les types les plus variés des Hépa-

(1) Hofmeister, *Vergleichende Untersuch. d. höherer Kryptog.*, p. 16 et 36.

(2) Kny, *Entwickelung d.* Riccia (*Pringsh. Jahrb.*, t. V, p. 364).

(3) Strasburger, *Befruchtung bei* Marchantia (*Pringsh. Jahrb.*, VII, p. 409).

(4) E. Kühn, *Entwickelungsgeschichte der Andreæaceen* (*Inaug. dissert.*; Leipzig, 1870, p. 28, fig. 37).

(5) E. Janczewski, *Vergleichende Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte d. Archegoniums* (*Bot. Zeit.*, 1872, n° 21, p. 377).

tiques (1) et se retrouve même dans les genres les plus excentriques, tels que l'*Anthoceros* (2) et l'*Archidium* (3).

Nous avons pu constater ce même développements chez diverses Muscinées appartenant aux genres *Fontinalis*, *Sphagnum*, *Lejeunia;* aussi la concordance des résultats fournis par des plantes si éloignées nous permet de les généraliser. On peut résumer ces caractères en trois points :

1° L'archégone procède toujours en entier d'*une même cellule primordiale* qui, après s'être séparée d'une cellule inférieure par une cloison transversale, produit par ses divisions ultérieures l'oosphère, la rangée du canal et leur commune enveloppe.

2° Cette division résulte de l'apparition successive de trois cloisons longitudinales, deux premières anticlines et une dernière péricline, qui séparent une cellule axile d'où naîtront l'oosphère et les cellules de canal, et trois périphériques servant de point de départ au sac de l'archégone (Pl. 9, fig. 3 *b*).

3° Par suite de la formation de cloisons transversales au sein de la cellule axile, il se forme une *série* longitudinale de nombreuses cellules de canal, que d'après leur origine on peut distinguer en plusieurs catégories. Des deux cellules qui se montrent d'abord, l'inférieure est le point de départ de la région ventrale, la supérieure l'origine de la région du col de l'archégone. La première (*Centralzelle* de Janczewski) ne subit qu'une seule division ultérieure en donnant naissance à l'oosphère (*Embryonalzelle*), et au-dessus à la cellule ventrale de canal (*Bauchkanalzelle*). La seconde (*primäre kanalinitiale*) produit une rangée de cellules en nombre variable, mais toujours multiple de quatre, par bipartitions se succédant en direction basifuge.

(1) H. Leitgeb, *Wachsthumsgeschichte v.* Radula (*Sitzungb.d. Wien Akad.*, vol. LXIII). — *Untersuchungen über die Lebermoose.* Heft I : *Blasia* (1874). — Heft 2, *Jungermannen folios.* (1875). — Heft 3, *Jungerm. frondos.* (1877). — Heft 4, *Riccieen* (1879).

(2) Heft 5, *Die Anthoceroteen* (1879).

(3) *Das Sporogonium v.* Archidium (*Sitzungsb.*, 1875, p. 460).

Le mode de croissance révèle ainsi une étroite parenté entre les archégones des Muscinées, mais d'autre part il les isole complètement des organes femelles des autres Cryptogames. Pour ne parler que des Vasculaires, l'opposition ressort très clairement.

1° L'organe que chez ces plantes on a nommé archégone ne présente plus le même caractère d'autonomie dans son ensemble, puisque chacune de ses parties suit son développement particulier et indépendant. Le col, par exemple, n'a aucune communauté d'origine avec les parois ventrales, et celles-ci ne présentent d'autre relation avec l'oosphère que leur juxtaposition.

2° Les cellules initiales du col, au lieu de résulter d'un cloisonnement longitudinal tangentiel aux dépens d'une cellule unique, sont formées par bipartition cruciale d'une cellule épidermique, d'une façon qui rappelle absolument la formation de certains stomates.

3° L'organe proprement dit se réduit en définitive à l'oosphère surmontée d'une seule cellule déliquescente qui ne peut être assimilée qu'à la cellule ventrale des Muscinées. Il n'y a donc rien ici qui corresponde à la rangée de cellules de canal.

2° *Caractères morphologiques.* — La nature morphologique de l'archégone, chez des plantes aussi peu différenciées que les Muscinées, est un des points que l'imperfection des méthodes rend le plus difficile à établir. En effet, la plupart des moyens d'investigation que permettent les végétaux supérieurs font ici complètement défaut : les points de repère manquent, si l'on veut suivre l'évolution des organes, et, si l'on étudie les parties adultes, on reste privé de toutes les ressources que présente ailleurs la symétrie des divers tissus, et surtout l'orientation des faisceaux. Il n'est donc pas étonnant que cet ordre de recherches ne puisse conduire à la certitude absolue.

Nous croyons cependant qu'on peut arriver à une certitude relative beaucoup plus satisfaisante que les hypothèses formu-

lées depuis longtemps, sans autre fondement que le caprice des auteurs ou leur désir de voir les faits s'accommoder à leurs théories. Nous dégageant de toute idée préconçue, nous avons voulu demander à ces organes si mal différenciés tout ce qu'ils pouvaient nous donner de renseignements morphologiques, pensant qu'on ne doit faire appel à une hypothèse qu'après avoir épuisé toutes les sources d'information positive. Cette étude a eu pour conséquence de nous éclairer d'une manière assez certaine, ce nous semble, sur la nature réelle de l'archégone, que nous regardons comme *axile*. Sans entrer dès maintenant dans le détail des faits qui appuient cette conception, qu'il nous suffise de les énoncer brièvement.

1° Il est un cas, aussi décisif que général, où l'on peut conclure de la *position* occupée par l'archégone à son origine que c'est un rameau véritable. Tous les observateurs sont d'accord pour reconnaître que le premier qui naît au sommet de l'axe floral dérive directement de la cellule terminale (1). La vérification de ce fait n'est facile, il faut le dire, que dans les cas assez rares où l'archégone terminal est solitaire. Ainsi dans le *Lejeunia inconspicua* (Pl. 9, fig. 2), ou certains *Sphagnum*, tels que le *S. cuspidatum* (Pl. 9, fig. 1), on voit très clairement l'axe se continuer directement dans l'archégone et se terminer avec lui.

Dans d'autres exemples fournis par les genres où les organes reproducteurs sont groupés en petit nombre, tels que les *Pleuridium* chez les Mousses, ou les *Frullania*, *Radula* parmi les Hépatiques, l'observation reste aussi claire, au moins pour le premier archégone, qui se forme toujours aux dépens de la cellule terminale. Mais quelle est la nature des autres qui ne tardent pas à apparaître à ses côtés? Au lieu d'y voir de simples poils, il est plus naturel d'admettre qu'ils ont la même nature que le premier, que ce sont des axes secon-

(1) Leitgeb, *Untersuch. über d. Leberm* : Heft 2, *Jungerm. folios*, pl. I, fig. 2 et 3; pl. I, fig. 17 et 19; pl. III, fig. 21; pl. IX, fig. 7.— Kühn, *Entwick. d. Andreæaceen*, pl. VI, fig. 36 et 37.

daires nés au-dessous de lui, comme on le voit dans le cas de mainte inflorescence définie chez les végétaux supérieurs. L'ensemble représente ainsi une véritable cyme contractée. L'observation directe manque de netteté lorsque le réceptacle se garnit de nombreux organes floraux, car alors la croissance terminale aux dépens d'une cellule unique, qu'on s'est trop habitué à retrouver partout chez les Cryptogames, cesse avant la différenciation du premier archégone. Elle fait place à un méristème qui, par cloisonnement rapide et en sens divers, s'étend comme un plateau au sommet du rameau fertile, et sur lequel tous les archégones apparaissent presque simultanément. La difficulté s'accroît encore lorsque, chez les Hépatiques inférieures, le développement des archégones se fait sur un axe mal différencié lui-même. Toutefois l'observation ne laisse pas d'y être souvent concluante : ainsi, dans le *Blyttia Lyellii*, l'axe du thalle est parcouru par une nervure longitudinale de procambium qui s'allonge sans interruption pendant le développement végétatif de la plante. Au moment venu pour l'apparition des organes reproducteurs, le sommet de croissance se bifurque, et il se fait un temps d'arrêt dans la formation de la nervure. C'est seulement après la constitution du plateau de méristème destiné à devenir le réceptacle que de nouvelles cellules se différencient à la suite de l'ancienne nervure pour la continuer. La reprise toutefois n'est pas sans laisser sa trace dans l'organe tout formé, et l'interruption reste assez visible pour qu'on puisse en déduire l'existence d'un véritable sympode. L'axe primaire du thalle s'est réellement terminé dans le réceptacle, et celui qui lui a succédé est d'origine secondaire, quoiqu'il semble le continuer directement. Enfin, dans d'autres plantes de plus en plus dégradées, le problème devient insoluble pour l'observation directe, qui ne permet plus même de se prononcer sur la nature définie ou indéfinie de l'inflorescence.

Dans tous les cas, l'apparition de simples poils ne se fait pas avec cette uniformité : ils sont de leur nature épars sur la surface des thalles sans relation avec le plan médian ; jamais

ils ne procèdent immédiatement du sommet végétatif, jamais non plus leur présence ne peut déterminer un axe quelconque. Les archégones sont donc autre chose que des poils, ce sont de vrais rameaux hétérogènes et dressés, qui constituent même les seules parties douées de croissance ascendante chez ces représentants dégradés des plantes cormophytes, où le corps entier s'étale dans le plan du support.

2° Avant d'avoir atteint sa forme parfaite, l'archégone, chez les Mousses, présente un accroissement terminal inconnu dans les productions épidermiques (1). Ce n'est pas une apparition quelconque de cloisons, mais une tripartition véritable qui s'opère au sein de la cellule operculaire pour donner naissance à la région supérieure du col, avec la même régularité et suivant le même mode que dans les cellules terminales ordinaires. La parfaite conformité de développement est ici l'indice d'une communauté de nature.

3° La structure anatomique de l'organe adulte, et mieux encore si on le considère après les modifications remarquables déterminées par la fécondation, nous présente une polysymétrie parfaite qu'on chercherait vainement en dehors des axes. La ressemblance est si complète, que plus d'une fois les observateurs s'y sont trompés: ainsi on a généralement attribué la formation de la vaginule à une accrescence du réceptacle floral, alors que le plus souvent, chez les Mousses acrocarpes, cet organe est constitué tout simplement par la base pédicellaire de l'archégone accrue et perforée par le pied de la soie. Dans tous les cas, la similitude est telle entre ces deux parties après leur croissance, la continuité si parfaite, qu'il devient impossible souvent de leur fixer une délimitation certaine.

4° Si l'archégone est un ramuscule très modifié, il est accompagné d'appendices non moins différents des feuilles végétatives, les paraphyses. La nature de ces filaments, très controversée, n'est pourtant pas douteuse dans bien des cas, comme nous l'établirons plus loin. Vers les parties inférieures,

(1) E. Janczewski, *Vergleich. Untersuch. über Entwick. d. Archeg. Laubmoose*, 4 ad 4, p. 412.

où elles sont entremêlées aux feuilles normales, elles apparaissent comme une dépendance de ces dernières par dédoublement latéral de leur limbe. Plus haut, c'est par des transitions insensibles que parfois on assiste au passage des unes aux autres. Leur développement enfin nettement basipète, quand il est suffisamment prolongé, ajoute un trait caractéristique à leur nature foliaire. Ce sont comme les bractées de l'inflorescence; elles correspondent même aux bractéoles, en montrant sa nature axile, lorsqu'elles sont insérées sur le pédicelle de l'archégone, au lieu de naître sur le réceptacle (*Leptodon*, Neckéracées).

5° Non seulement enfin l'archégone n'est pas un poil, mais lui-même se revêt très fréquemment de poils. S'il s'agissait d'une simple ramification, on retrouverait quelque ressemblance, ou du moins une continuité de développement entre le tronc supposé principal et ses divisions. Il n'en est rien; les poils hérissés des Orthotrics, par exemple, ou la chevelure tombante du Polytric, ne peuvent être regardés comme une simple ramification de la coiffe qu'ils recouvrent; ils représentent une formation distincte, puisqu'ils n'y apparaissent qu'après une longue période de repos, et suivant des processus absolument contraires.

De tous ces faits on peut conclure, il semble, avec une probabilité voisine de la certitude, que l'archégone des Muscinées n'est pas une simple production épidermique, mais bien un rameau aussi remarquable par son origine que par les fonctions qu'il est destiné à remplir; il contraste donc absolument, sous ce rapport, avec l'organe femelle des Vasculaires qui se réduit, dans ses parties essentielles, à la simple division d'une cellule sous-épidermique, et qui, dans ses annexes, ne présente aucun caractère de membre axile (1).

(1) Dans les *Grimmiæ Tatrenses*, publiés en 1882 à Varsovie, le Dr Chalubinski expose des faits tératologiques observés sur le *Gehebia cataractarum*, et croit pouvoir en conclure la nature *foliaire* des archégones.

D'après lui, le sommet des tiges primaires se termine par un bourgeon caduc imitant un involucre et renfermant trois sortes d'organes : au centre, quelques

On peut enfin conclure qu'au double point de vue de la morphologie et du mode de développement, les organes femelles des Cryptogames supérieures forment deux types tranchés et irréductibles. En effet, ces différences, marquées dès le début par une divergence complète sous le rapport de l'insertion et du mode de cloisonnement, ne peuvent être attribuées à un arrêt de développement qui empêcherait les archégones d'atteindre le même degré de perfection dans une classe que dans l'autre. Il semble, par conséquent, impossible de justifier l'homologie de ces organes, qui ne se rapprochent qu'au point de vue des fonctions immédiates.

Bien que notre but ne soit pas de rechercher ici à quels organes des Muscinées pourraient correspondre les archégones des Vasculaires, nous signalerons seulement la ressemblance frappante qu'ils présentent au commencement de leur évolu-

archégones normalement développés; d'autres plus ou moins complètement transformés en phyllodes; enfin, parmi les feuilles involucrales, des organes foliacés n'ayant aucune ressemblance avec des archégones.

Pour discuter la nature de ces organes, rien ne peut suppléer l'observation directe, et les figures 28 et 29, planche XII, données par l'auteur, sont d'un trop faible secours. On sait d'ailleurs combien l'interprétation des anomalies tératologiques est délicate, spécialement lorsqu'il s'agit des Muscinées, où les membres, mal différenciés, revêtent souvent des apparences trompeuses. Néanmoins il peut être utile de signaler ici à cette occasion quelques observations analogues; elles n'ajouteront que peu de valeur aux conclusions beaucoup plus sûres que nous a fournies l'étude du développement, mais elles seront de nature à jeter quelque lumière sur les faits indiqués par le Dr Chalubinski.

1° Diverses espèces de Mousses nous ont offert accidentellement des archégones *transformés en anthéridies* à leur sommet : l'*Atrichum undulatum* est une des plantes où ce phénomène est le plus fréquent, notamment dans les inflorescences synoïques terminant la tige de deux ans, signalées à la page 125 de ce mémoire.

2° L'*Anomodon viticulosus* nous a montré des archégones *imperforés* et claviformes imitant l'aspect du spadice qui termine l'inflorescence de nos *Arum* : les dimensions de l'organe modifié étaient deux fois plus grandes environ qu'à l'état normal.

Jamais nous n'avons vu d'archégone se terminer par une lame foliacée. Toutefois cette illusion n'est pas impossible, si l'on examine à un état de vieillesse avancée, après qu'il s'est vidé, le sac anthéridien qui se substitue accidentellement au col de l'archégone. Les parois, affaissées sur elles-mêmes,

tion avec les stomates des *Anthoceros*. On sait que cette Hépatique très dégradée a été placée par les partisans du système de l'évolution à la bifurcation des deux branches supérieures des Cryptogames. On sait encore, depuis la découverte de M. de Janczewski (1), que des *stomates* existent à la face inférieure de son thalle. Or, pour peu qu'on examine attentivement ces petits organes prétendus respiratoires, on s'aperçoit que :

1° Ils sont très rares (ce qui aide à les découvrir, c'est qu'ils se trouvent constamment limités au voisinage du point végétatif et disposés sur deux ou quatre rangs (Pl. 10, fig. 18).

2° Se montrant seulement à la page du thalle adhérente au support, ils se trouvent dans une situation très défavorable à la fonction qu'ils sont censés remplir.

3° Ils n'apparaissent que lorsque la plante a atteint l'âge adulte, contrairement à ce qui s'observe pour les vrais sto-

pourraient simuler une foliole, si l'on n'était averti par les deux plans de cellules et leur structure caractéristique.

Sur les échantillons de *Gehebia* que nous a obligeamment communiqués M. Bescherelle, nous n'avons réussi à découvrir que la troisième catégorie d'organes décrits par le Dr Chalubinski, des paraphyses plus ou moins modifiées.

Le même auteur termine ses remarques sur le *Gehebia* par une assertion qui n'est pas de nature à nous rassurer sur l'exactitude des observations précédentes. D'après lui, le ver parasite des Mousses n'établit son domicile qu'à l'intérieur des bourgeons à anthéridies, et par suite sa seule présence sur une touffe de *Gehebia* lui paraît suffisante pour conclure *sans aucun doute* qu'il a découvert l'individu mâle de cette espèce prétendue dioïque.

Il n'est pas nécessaire d'avoir observé longtemps pour s'assurer que les Mousses les plus diverses, hermaphrodites ou unisexuées, sont indifféremment attaquées par le *Tylenchus Askenasyi* Butschli. Au mois d'avril, autour d'Angers, un grand nombre d'involucres femelles des *Pogonatum nanum* et *aloides* sont transformés en nids habités par de nombreuses familles de ce Nématode. A l'automne, les *Hypnum illecebrum* et *cespitosum* sont aussi fréquemment atteints, non pas même dans leurs bourgeons floraux, mais à l'extrémité des rameaux végétatifs. L'apparence de cette pousse modifiée à son sommet n'est pas sans rappeler celle des involucres anthéridiens par ses folioles plus larges, imbriquées et colorées en rouge. Pour éviter toute méprise à cet égard, il suffit de se rappeler que les involucres mâles et femelles des Hypnacées sont constamment sessiles le long de l'axe principal ou secondaire.

(1) *Ann. sc. nat.*, Bot., 5e série, XVI, p. 308.

mates, qui se dessinent sur les premiers rudiments du thalle dans les Hépatiques voisines.

4° Ils n'ont aucune relation de nombre ni de position avec les larges cavités aérifères dont est souvent creusé le thalle, et qui restent parfaitement closes.

5° La cavité qu'ils limitent se remplit de mucilage formé par les parois voisines, et bientôt même se trouve normalement envahie par des organismes parasites. Il faut donc admettre que le rôle de ces stomates, comme organes, est complètement annihilé.

Le véritable intérêt qui s'y rattache est d'un autre ordre, et il aurait dû frapper les théoriciens en quête d'homologies vraies ou supposées. En comparant leur mode d'apparition et de localisation, on reste frappé de leur complète ressemblance avec le premier début de ce que l'on appelle l'archégone des Cryptogames vasculaires. De part et d'autre on voit :

1° Une cellule épidermique de la page inférieure du thalle se diviser par bipartition cruciale, et se soulever au-dessus des tissus sous-jacents pour former une petite cavité infundibuliforme (Pl. 10, fig. 20).

2° Le mucilage fourni par la gélification des membranes emplir bientôt cette chambre, et sa poussée déterminer la dissociation des cellules operculaires.

Sans attacher à cette similitude plus d'importance qu'elle ne comporte, on peut dire qu'elle possède un avantage sur la théorie qui admet l'homologie de tous les archégones, celui de tenir mieux compte des données fournies par le développement et la situation respective des organes. Car si l'on voulait, à l'exemple de M. de Saporta (1), comparer au prothalle des Fougères le thalle des Anthoceros, ce dernier ne représenterait après tout qu'un prothalle renversé, puisque c'est à sa page supérieure que naissent les anthéridies et les archégones, tandis que ces organes reproducteurs croissent au milieu des poils radicaux sur la face ventrale des prothalles.

(1) *L'évolution des Cryptogames*, p. 111.

Conclusions. — Comme conclusion pratique de la discussion précédente, nous dirons que, si l'on veut assurer au terme d'archégone une signification précise et rationnelle, on ne peut hésiter qu'entre deux applications possibles.

L'une, vague, correspondant au terme d'anthéridie, serait commune aux organes femelles de toutes les Cryptogames; l'autre, plus restreinte, désignerait spécialement le même appareil chez les Muscinées.

La première acception aurait l'avantage de se concilier peut-être plus aisément avec la terminologie commune; toutefois, dans ce cas même on ne peut l'accepter que faute d'un terme plus général. Dans l'autre sens, le mot *archégone* répond exactement à sa signification étymologique, à son application à la fois la plus ancienne et la plus constante, par suite la plus authentique. C'est celui où nous le prendrons ici.

PRINCIPALES FORMES DE L'ARCHÉGONE.

Quoique l'organe femelle des Muscinées présente une somme importante de caractères communs, que nous venons de résumer, il revêt cependant, suivant les cas, des formes très distinctes que nous pouvons considérer ici au double point de vue du mode de développement et de la différenciation externe.

DÉVELOPPEMENT DE L'ARCHÉGONE.

Les connaissances actuelles sur l'organisation comparée de l'archégone des Muscinées résultent principalement des recherches de M. de Janczewski; celles auxquelles nous nous sommes livré nous ont montré presque sur tous les points l'exactitude des faits énoncés; aussi nous nous bornerons à présenter ici quelques détails complémentaires ou restrictifs.

1° *Insertion de l'archégone.* — La cellule primitive de l'archégone se montre en des positions variées.

Lorsque celui-ci est solitaire à l'extrémité d'un axe diffé-

rencié, ou lorsqu'il s'y produit un premier archégone distinct, il se forme aux dépens de la cellule terminale elle-même.

Nous avons encore vu plus haut que cette cellule mère est voisine du point végétatif et dérive de ses premières divisions, s'il s'agit des archégones secondaires ou de ceux qui naissent en grand nombre sur un même réceptacle terminal, ou enfin de ceux qui apparaissent sur un thalle à croissance indéfinie.

Mais il faut signaler encore quelques cas, chez les Mousses acrocarpes, d'archégones *axillaires*. Ces exemples sont rares, et ils ont pu échapper à Schimper, qui a écrit que les organes mâles peuvent être axillaires, mais que les organes femelles ne le sont jamais (1).

Lorsque cet auteur, décrivant l'inflorescence du *Pleuridium nitidum*, parle des tiges secondaires qui naissent au-dessous du fruit, et même *à la base des jeunes fleurs*, de manière à produire la même année plusieurs fructifications, il a cherché à ramener au phénomène général des innovations un cas particulier qui ne s'y rattache pas. Car il est facile de voir, si l'on observe un grand nombre de tiges, que dès le début l'archégone y occupe souvent une place latérale, au lieu d'en être dévié par la formation ultérieure d'un sympode.

Un fait analogue s'observe dans les inflorescences anormalement synoïques de l'*Atrichum undulatum*. Au lieu d'y occuper la partie centrale, comme c'est la règle dans ces sortes d'inflorescences, les archégones laissent cette place aux anthéridies, et se trouvent répartis en petit nombre sur le pourtour à l'aisselle des feuilles de l'involucre. Comme dès lors ils représentent seulement des ramuscules secondaires, on conçoit que l'axe principal continue à s'accroître par prolifération au milieu du capitule d'anthéridies, suivant le mode ordinaire dans la famille des Polytrics. Ici encore cette évolution ultérieure de l'axe floral pourrait en imposer à l'observateur superficiel, et simuler une innovation latérale (très rare, on le sait, dans les espèces de ce groupe naturel, où le développe-

(1) *Recherches anatomiques sur les Mousses*, thèse 1848, p. 49.

ment d'un archégone arrête fatalement celui du rameau qui le porte). Dans le cas présent, l'exception n'est qu'apparente sous le rapport de la ramification; ce qu'il y a d'anormal tient uniquement à l'insertion de l'archégone, latérale dès son origine (1).

2° *Croissance.* — Sous le rapport de la croissance, l'archégone des *Anthoceros* s'écarte, on le sait, de tous les autres par le remarquable phénomène de concrescence qui l'unit aux tissus contigus du thalle. Pour cette raison, M. de Janczewski le dit mal *individualisé*, tout en le déclarant parfaitement *différencié* par rapport au thalle. Nous croyons cette dernière assertion exagérée; car, sur toutes les préparations que nous avons faites, c'est à peine si l'on saisit une légère différence dans la dimension des cellules; pour leur contenu, il est identique (Pl. 9, fig. 20 et 22).

3° *Cellule operculaire.* — M. de Janczewski a bien montré la différence qui existe entre les Mousses et les Hépatiques sous le rapport de la cellule operculaire de l'archégone, inactive chez celles-ci, douée d'accroissement terminal chez les autres (2). Sous ce rapport, on observe cependant de notables différences : la cellule operculaire des Mousses, en continuant à former des segments tangentiels, fournit bien d'ordinaire de

(1) Cette interprétation que nous donnons de rameaux secondaires à des archégones latéraux peut sembler paradoxale à ceux qui ne reconnaissent pas aux Muscinées le mode de ramification axillaire, et par suite difficile à concilier avec leur nature axile que nous croyons avoir établie plus haut. Comme ce n'est pas le lieu de développer, contrairement à l'opinion reçue, les preuves qui établissent avec quelle diversité s'opère la ramification des Mousses, qu'il suffise ici, pour l'appui de notre cause, de signaler à la vérification des botanistes un exemple incontestable de rameaux *axillaires* dans la famille même qui nous occupe. Si l'on suit l'apparition des tiges secondaires sur le rhizome de *Polytrichum commune*, on les voit se former à l'aisselle des écailles souterraines sous forme de petits bourgeons qui peuvent demeurer parfois plusieurs années à l'état latent, jusqu'à ce qu'une cause physiologique vienne favoriser leur développement définitif. On pourra hâter ce phénomène en plaçant le rhizome dans des conditions anormales de lumière et d'aération, et, au bout de peu de jours, tous ces petits bourgeons axillaires commenceront à s'allonger en tiges nouvelles.

(2) *Bot. Zeit.*, loc. cit., p. 412.

nouvelles cellules à la rangée de canal et au col de l'archégone, mais il est des cas où tout son accroissement consiste à former quelques cloisons irrégulièrement orientées, et dirigées surtout en sens radial. C'est ainsi que prennent naissance les archégones claviformes (Pl. 9, fig. 4).

On peut ajouter que l'archégone des *Anthoceros* diffère encore sous ce rapport de tous les autres par l'absence totale de cellule operculaire. L'observation directe de ce fait est très délicate, et la simple inspection des sections longitudinales peu démonstrative. Ce qui confirme notre opinion, c'est l'observation de l'organe adulte. Les cellules supérieures de bordure, qui devraient être au nombre de quatre, si elles provenaient d'une cellule operculaire, se sont toujours montrées à nous exactement de même nombre que les rangées sous-jacentes du col. Il semble donc naturel de penser qu'elles procèdent par cloisonnement transversal d'initiales communes.

4° La *structure du col* est d'autant plus variable que l'archégone appartient à des Muscinées moins élevées en organisation. Le nombre normal de six rangées, chez toutes les Mousses et les Marchantiées, provient de ce que chacune des trois cellules initiales se divise au début longitudinalement par une cloison radiale. Ce nombre descend à cinq dans les Jungermannes par arrêt de développement, la troisième cellule restant indivise (Pl. 10, fig. 26). Dans les *Anthoceros* et les *Riccia*, les partitions longitudinales sont beaucoup moins régulières : il ne s'en produit constamment une seule que dans la seconde cellule ; la première en compte quelquefois deux, la troisième parfois aucune : d'où résultent quatre principales combinaisons, donnant au total de cinq à sept rangées.

Il faut observer encore que le nombre des rangées de cellules du col, chez les autres Muscinées, doit se compter à la partie moyenne ou supérieure de cet organe. Vers la base on trouve une région de passage où les cloisonnements, de plus en plus nombreux et irréguliers, montrent un acheminement à ceux de la région ventrale : dès lors toute régularité disparaît

complètement. On doit faire aussi la même réserve pour l'extrême sommet, lorsqu'il tend à devenir claviforme.

Pour l'épaisseur des parois, il faut se borner à des indications très générales, car les exceptions y sont nombreuses. Toutefois M. de Janczewski a bien vu que le nombre des assises est de deux sur le col et de quatre sur le ventre de l'archégone des *Sphagnum*, contrairement aux figures données autrefois par Schimper et si souvent reproduites depuis dans les ouvrages classiques (Pl. 9, fig. 9, 10 et 11).

DIFFÉRENCIATION EXTERNE.

Sous ce rapport, nous pouvons considérer l'archégone des *Sphagnum* comme représentant le type le plus parfait de tous pour le développement considérable et la juste proportion de ses parties. Celles-ci, en effet, se montrent très nettement au nombre de trois, presque d'égale longueur. L'inférieure, constituée par une colonne cylindrique, pleine, servant de support, peut être désignée sous le nom de *pédoncule*. A son sommet les parois se creusent en se renflant sensiblement; la cavité étroite qu'elles limitent, et au sein de laquelle on aperçoit l'oosphère, forme le *ventre* ou encore le *sac archégonial*. Puis au-dessus s'élève le *col*, cylindre tubuleux, aminci, fermé au sommet jusqu'à la fécondation par les cellules operculaires.

Ces trois parties ne manquent à aucune vraie Mousse. Chez les Hépatiques au contraire, le pédoncule se réduit ordinairement à une ou deux assises cellulaires jusqu'à devenir complètement nul : leur archégone est donc sessile ou subsessile.

Le ventre se distingue toujours du col par le fait qu'il renferme la cellule embryonnaire, bien que parfois il ne se fasse remarquer extérieurement par aucune apparence de renflement : ainsi l'archégone adulte des *Madotheca* se présente sous l'aspect d'une colonne courte et parfaitement cylindrique. Autre part, c'est l'extrémité même du col qui possède le plus grand diamètre, ce qui donne à tout l'organe une forme de

massue : ces archégones claviformes se rencontrent surtout dans les Mousses aquatiques (*Conomitrium*, *Fontinalis*).

Les dimensions du col varient beaucoup dans des genres du reste très rapprochés. Ainsi on a les *Dicranum*, *Buxbaumia* à col très court, parallèlement aux *Campylopus*, *Diphyscium*, où cet organe est démesurément allongé. Quelquefois la brièveté du col est caractéristique de certaines tribus, telles que les Ephémérées, les Zygodontées, les Orthotrics; sa longueur, d'autre part, est remarquablement constante dans les Polytrics.

Les archégones possèdent généralement une parfaite symétrie, et l'on ne peut regarder comme exception la disposition tordue que prennent souvent les rangées de cellules du col, surtout lorsque sa croissance est prolongée. Une espèce toutefois, le *Sphærocarpus Michelii*, nous a offert des archégones nettement asymétriques, et conserve ce caractère jusque sur le fruit mûr. Si l'on s'en rapporte aux figures données par Hofmeister, on retrouve la même irrégularité dans le *Riella Reuteri*, que nous n'avons pu étudier vivant; peut-être cette particularité s'étend-elle à toute la petite tribu des Riellées.

L'archégone naissant constitue une petite papille superficielle, et sa croissance le rend nettement exsert au sommet des rameaux ou à la surface des thalles. Parfois cependant son développement est accompagné de celui des tissus voisins, qui l'environnent comme d'une crypte, où il disparaît aux regards. Lorsque, comme dans les *Pellia*, *Sphærocarpus*, *Blasia*, cette cavité est large et saillante, on peut la comparer à un involucre monophylle qui révèle la place des jeunes archégones. Mais dans les *Reboulia* elle se resserre en restant profonde et sans saillie, de manière à cacher complètement les organes reproducteurs. Il en est encore ainsi dans les *Riccia*, où souvent même une véritable soudure ne tarde pas à s'établir entre le thalle et les parois immergées de l'archégone. Cette disposition se rapproche de celle des *Anthoceros*, où une concrescence congénitale fait disparaître complètement l'autonomie de l'archégone.

DÉVELOPPEMENT DU FRUIT DES MUSCINÉES.

L'archégone, tel que nous l'avons considéré jusqu'ici, appartient tout entier par sa nature à la plante mère. Comme celui de tous les organes femelles, son développement ultérieur reste absolument subordonné aux phénomènes de la fécondation. S'ils viennent à se produire normalement, bientôt l'oosphère, changée en œuf de formation nouvelle, devient un centre d'activité végétative, qui se manifeste immédiatement par des cloisonnements cellulaires, et aura pour résultat final de produire le sporogone. Les parois de l'archégone participent de leur côté à cette nouvelle croissance : après avoir servi d'enveloppe à la cellule embryonnaire, elles s'agrandissent pour contenir et protéger le nouvel embryon.

L'étude complète du fruit doit donc comprendre à la fois celle de l'œuf fécondé et celle du sac qui le renferme : ce sera aussi la division que nous suivrons ici, et nous aurons à traiter successivement du *sporogone* et de ses *enveloppes*.

Aucune de ces modifications ultérieures ne se produit dans l'archégone, si l'oosphère n'a pas été fécondée; le dépérissement marqué par la teinte brune ou rougeâtre que prennent les organes gagne successivement la cellule centrale, le col et les parois duventre. Les substances nutritives dont ils étaient gorgés jusque-là émigrent vers l'archégone fertile, et contribuent ainsi à son rapide développement. La présence de ces archégones épuisés de leurs matières de réserve reste-t-elle de quelque utilité pour celui d'entre eux qui, mieux favorisé, se change en sporogone? C'est peu probable ; tout au plus, comparables aux paraphyses, peuvent-ils encore remplir un rôle protecteur. Néanmoins, au lieu de former des organes caducs, comme on voit tant de rameaux inutiles se détacher spontanément de l'axe qui les porte, ceux-ci restent ordinairement attachés au réceptacle jusqu'à la fin, et par la place qu'ils occupent, ils servent de points de repère précieux pour

suivre la marche accrescente de ce dernier. Il faut citer comme exceptions quelques espèces de Jungermanniacées thalloïdes appartenant aux genres *Pellia*, *Metzgeria*, *Aneura*, remarquables par la désarticulation rapide des archégones avortés.

DU SPOROGONE.

1° DIFFÉRENCIATION EXTERNE DU SPOROGONE.

Lesporogone entièrement développé montre dans sa structure externe une différenciation très inégale. Parfois il se réduit à un simple sac renfermant les spores, comme dans le genre *Riccia*. Le plus souvent il est constitué à la base par un support aminci, de longueur variable, terminé à son sommet par un renflement sensible contenant le sporange. Aussi s'accorde-t-on à y distinguer deux parties, sous les noms de *soie* et d'*urne*. Il convient toutefois d'ajouter un troisième terme à cette distinction, et de reconnaître, sous le nom spécial de *pied*, la partie basilaire de la soie qui reste jusqu'à la fin incluse dans les tissus de la plante mère.

Cette notion s'appuie sur des motifs assez nombreux, et en premier lieu sur l'avantage qu'il y a à désigner différemment des parties douées de fonctions diverses. Le pied en effet est l'organe proprement absorbant du sporogone, tandis que la soie reste exclusivement l'organe conducteur : on voit qu'ils conservent entre eux les mêmes rapports et différences (au point de vue des fonctions) que la racine et la tige des plantes supérieures.

D'autres caractères tirés du développement ajoutent une nouvelle valeur à la distinction de ces deux organes, en nous montrant qu'ils ne sont pas simplement des portions d'un même membre adaptées à des fonctions particulières. Choisissons nos exemples dans la série des Hépatiques, où toutes les différences de divers ordres se trouvent accumulées et rendent ainsi le contraste plus complet. La soie des Jungermannes se compose de séries longitudinales parfaitement

régulières de cellules provenant par divisions transversales d'un certain nombre d'initiales communes. Le pied, au contraire, est formé par accroissement sans ordre régulier des cellules superficielles : celles-ci bourgeonnent, en quelque sorte, chacune pour sa part; aussi la cohésion manque-t-elle aussi bien que la régularité dans tout l'ensemble, qui garde souvent jusqu'à la fin la même apparence papillaire. On peut le voir avec la plus grande évidence dans l'embryon de *Frullania* (Pl. 10, fig. 30).

L'*ordre* de formation des deux organes est aussi tout différent. Le pied se constitue d'abord, et son développement est souvent complet, alors que celui de la soie est à peine ébauché. Enfin l'évolution ultérieure de l'un et de l'autre est très distincte. Une fois formé, le pied ne change plus de dimension, tandis que la soie subit une élongation consécutive par l'accroissement subit en sens longitudinal de ses cellules restées longtemps courtes et aplaties.

Des différences analogues se retrouvent dans toute la série des Muscinées, mais isolément, ce qui les rend moins frappantes, sans enlever leur valeur. Il n'y a donc pas lieu de s'étonner que, produits de façons si diverses, le pied et la soie demeurent très fréquemment distincts après leur complète évolution.

La différence de diamètre est très ordinaire, et c'est le pied qui montre souvent un épaississement prédominant. Dans ce cas l'embryon peut être désigné sous le nom de macropode, comme on l'observe dans les genres *Sphagnum*, *Acaulon*, *Anthoceros*, et dans la généralité des Hépatiques. L'amincissement contraire est très rare et limité au groupe naturel des Splachnacées; or, chose remarquable, le seul genre des Mousses cléistocarpes, qui, par l'ensemble de ses caractères, montre des affinités avec cette famille, le *Voitia*, présente également un pied subitement rétréci. L'allongement excessif du pied et sa formation hâtive sont aussi très caractéristiques du groupe naturel des Hedwigiées, où il va jusqu'à représenter les trois quarts du sporogone (Pl. 10, fig. 32). Dans la plupart

des Jungermannes, le pied se trouve séparé de la soie par un étranglement profond: c'est le cas où la délimitation est la plus parfaite entre ces deux parties (Pl. 10, fig. 31). Enfin, dans certaines circonstances où l'on n'observe entre elles que des différences peu appréciables à l'état adulte, il s'en manifeste parfois de plus tardives. Il en est ainsi dans les genres *Conomitrium*, *Bruchia*, *Voitia*, où le fruit se détache spontanément de la plante mère par le moyen d'une rupture qui se produit constamment à la limite du pied et de la soie.

2° PREMIERS DÉVELOPPEMENTS DU SPOROGONE.

Nous possédons sur ce point des renseignements très importants depuis les travaux de Hofmeister (1), N. Müller (2), E. Kühn (3), H. Leitgeb (4) et Kienitz-Gerloff (5). Aussi nous ne ferons à peu près que résumer ici les résultats obtenus par ces observateurs, pour y ajouter à l'occasion quelques détails.

Le caractère le plus saillant de la croissance du sporogone se rapporte à sa *direction*, qui continue toujours celle du rameau archégonial : partout en effet la première cloison qui se forme dans l'œuf est perpendiculaire à son axe au lieu d'être oblique, comme dans les Vasculaires. Là se bornent les caractères communs à la classe entière; la divergence se manifeste à partir des divisions secondaires.

Les deux cellules primaires superposées suivent une évolution très différente suivant les groupes de Muscinées où on l'observe.

L'*inférieure* reste absolument inactive dans les vraies Mousses. Dans les Andréæacées et les Jungermanniacées, son

(1) Hofmeister, *Vergleichende Untersuchungen d. höherer Krypt.*

(2) N. Müller, *Entwickelung der Capsel v.* Ephemerum (*Pringsh. Jahr.*, VI, p. 237).

(3) Kühn, *Entwickelungsgeschichte d. Andreæaceen.* Leipzig, 1870.

(4) Leitgeb, *Untersuchungen über die Lebermoose.* Heft 1 à 5.

(5) Kienitz-Gerloff, *Beiträge zur Entwickel. des Lebermoossporogonium* (*Inaugural Dissert.*, Berlin, 1873. — *Untersuch. über d. Entw. der Lebermoossporang.* (*Bot. Zeit.*, 1874, n°s 11, 14, 15, et 1875, n°s 48 et 49). — *Untersuch. über d. Entw. d. Laubmoos-Capsel* (*Bot. Zeit.*, 1878, n°s 3, 4).

accroissement est nul encore ou insignifiant, se limitant à la production de une ou deux cloisons obliques. Déjà dans les Sphaignes elle donne naissance à une petite production pluricellulaire, formant une sorte d'appendice à la base du pied du sporogone. Enfin elle contribue pour une part importante à constituer le sporogone des Hépatiques inférieures, puisque c'est d'elle que proviennent en entier le pied des *Anthoceros*, le pied et la soie des Marchantiées, enfin la moitié même du sporange dans le genre *Riccia*. Dans tous ces cas, le développement de la cellule inférieure reste très irrégulier, et ne peut être ramené à aucune loi, sauf dans le genre *Riccia*, où son mode de cloisonnement est identique à celui de la cellule supérieure.

La cellule *supérieure* de l'œuf fécondé et cloisonné transversalement, destinée à produire la totalité ou la plus grande partie du sporogone, y procède suivant deux types très nets.

Dans les *Hépatiques* (auxquelles il faut joindre les *Sphagnum*), elle continue à se diviser en direction trirectangulaire, c'est-à-dire suivant trois plans, dont un parallèle à la cloison primitive, et deux autres longitudinaux, perpendiculaires entre eux. Il n'y a donc pas ici, à proprement parler, de sommet végétatif, et la croissance y est *intercalaire*.

Dans les *Mousses*, au contraire, la cellule du sommet devient le siège de tout l'accroissement en longueur : des segments obliques se découpent alternativement à sa base, suivant deux séries longitudinales opposées, et lui donnent l'aspect nettement cunéiforme. Ici la croissance est évidemment *terminale* et *basifuge*.

D'après l'ordre d'apparition des cloisons nouvelles, on peut distinguer, en outre, plusieurs modes secondaires de formation se rattachant les uns aux autres par des transitions graduelles :

1° Dans les Marchantiées (Ricciées comprises), la cloison longitudinale médiane apparaît *immédiatement* après la première transversale ; l'embryon se divise ainsi d'abord en

quatre quartiers; autrement dit, la croissance en diamètre accompagne dès le début l'allongement du sporogone.

2° Dans les Jungermanniacées, une ou plusieurs cloisons transversales se succèdent encore avant l'apparition de la première longitudinale, qui, en outre, ne partage jamais l'œuf dans toute sa longueur, mais seulement au sommet ou même dans sa partie moyenne. Il y a donc un certain allongement du sporogone produit avant son épaississement. Le nombre des cloisons transversales primitives varie beaucoup; nous en avons observé une seule dans les *Pellia*, deux dans le genre *Radula* et jusqu'à six dans le *Plagiochila asplenioïdes*. Chez les *Sphagnum*, qui, sous ce rapport, se rapprochent des Jungermannes, la série longitudinale peut atteindre huit ou dix cellules superposées.

3° Dans les vraies Mousses elles-mêmes, la cellule terminale ne se divise pas toujours immédiatement par des cloisons inclinées suivant l'angle constant qui s'observera dans toutes les segmentations ultérieures. Autrement dit, si parfois le sommet végétatif s'y constitue d'emblée, il est précédé souvent par la production de parois à direction mal définie, d'abord transversales, puis irrégulièrement obliques.

Quels que soient l'ordre et le mode d'apparition des cellules longitudinales du sporogone, elles se divisent ultérieurement d'après un mode uniforme, et ne tardent pas à se trouver toutes cloisonnées radialement suivant deux plans perpendiculaires entre eux. Ainsi observée à n'importe quelle hauteur, la section transversale de l'organe jeune présente constamment une bipartition cruciale. Chacun des quatre quartiers juxtaposés se divise alors tangentiellement; il en résulte un groupe de quatre cellules internes (*endothecium* de Kienitz-Gerloff) entourées de cellules de bordure formant l'*amphithecium*. Le nombre de ces dernières varie, suivant que le cloisonnement tangentiel s'est produit en un seul ou en deux temps : dans le premier cas, le plus simple, la cloison péricline unique sépare une seule cellule externe dans chaque quartier, et l'*amphithecium* comprend au total quatre cellules primordiales (*Ephemerum*,

Tetraphis); mais ces cellules passent au nombre de huit, s'il se produit une première cloison anticline (*Ceratodon*). Cette différence, du reste, manque d'importance, puisque les deux formations s'observent à des hauteurs différentes dans le même sporogone (*Phascum*, *Funaria*, *Voitia*).

Ces divisions primordiales sont bientôt suivies de beaucoup d'autres intercalaires, qui achèvent de transformer l'organe en un massif cellulaire très important. Souvent, par suite d'un excès de croissance en diamètre, les couches externes se dissocient des couches intérieures concentriques. La formation de ces *lacunes* se produit avant que les divers tissus aient commencé à revêtir leurs caractères propres : c'est ce qui les distingue des phénomènes de résorption dont le sporange devient ultérieurement le siège; c'est aussi pour cela que nous en parlons ici avant d'étudier la différenciation du sporogone.

Aucune formation lacunaire ne s'observe chez les Hépatiques. Les familles des Andréæacées et des Sphaignes en sont également dépourvues. Le genre *Archidium*, le premier, en présente une en forme de dôme recouvrant les cellules fertiles. Partout ailleurs, chez les Mousses, elle est interrompue au sommet comme à la base par la columelle axile. Sa forme est exactement celle que prendra plus tard la couche sporigène; en tonneau, resserrée aux deux extrémités dans les Cléistocarpes, elle s'évase en forme de coupe dans les Stégocarpes. En outre, dans la famille des Polytrics, il se produit une seconde lacune plus intérieure qui sépare plus tard le sac sporangial de la columelle. Ordinairement, ces lacunes sont traversées par des séries de cellules continuant celles des parois opposées, et montrant ainsi clairement que la cavité s'est formée par simple dissociation des tissus, sans déchirure ni résorption d'aucune sorte.

3° DIFFÉRENCIATION INTERNE DU SPOROGONE.

A. *Épiderme*. — Si nous commençons l'étude de la différenciation des tissus par celle de l'épiderme, nous sommes frappés tout d'abord par une opposition de caractères qui corrobore la distinction établie plus haut entre le pied et la soie. En effet, les cellules superficielles contrastent complètement, si on les considère sur le pied ou sur le reste du sporogone. Celles-ci sont constamment épaissies et cutifiées, ou du moins, si elles restent minces accidentellement, elles manifestent tôt ou tard, par la réaction négative au contact du chloroiodure de zinc, que la composition chimique de leur membrane s'est modifiée. Il n'y a d'exception que dans le genre *Riccia*, où, faute de différenciation d'un organe spécial pour la fixation, la surface entière reste douée des propriétés d'absorption qui, tout autre part, sont localisées sur le pied. Afin de remplir leur office, les cellules qui recouvrent ce dernier organe gardent leurs membranes formées de cellulose pure; en outre, elles proéminent elles-mêmes en forme de papilles ou de suçoirs pour se mettre plus immédiatement en rapport et multiplier les surfaces de contact avec les tissus nourriciers. Enfin, il n'est pas rare de leur voir sécréter une substance gélatineuse, puis solide, qui remplit les interstices cellulaires, et rend intime la soudure avec la plante mère.

L'épiderme du sporogone possède une autre différenciation mieux connue en donnant naissance à des *stomates*. Le rôle de ces petits organes est identique à celui qu'ils jouent dans les végétaux supérieurs; aussi ne faut-il pas s'étonner de n'en découvrir aucune trace dans les espèces aquatiques (*Conomitrium*, *Cinclidotus*, *Fontinalis*, *Grimmia rivularis*, *Hypnum rusciforme*). Ils manquent encore à des groupes entiers : Tétraphidées, Hedwigiées, Schistostégées, Archidiées, Andréæacées, ainsi qu'à la totalité des Hépatiques.

On les trouve absents de certains genres isolés appartenant

à des familles qui en possèdent généralement ; citons les *Ephemerella, Schistidium, Leucobryum, Atrichum, Pogonatum urnigerum.*

Ces exemples montrent assez que leur présence est indépendante de la perfection du sporogone ; on en peut dire autant de leur degré de différenciation, qui atteint parfois son maximum dans des groupes inférieurs : ainsi les stomates des *Ephemerum*, *Phascum*, *Pleuridium*, l'emportent assurément beaucoup sous ce rapport sur ceux des Polytrics. Pour leur mode de répartition, il est très variable, et ce que l'on peut dire de plus général, c'est que le pied ni la soie n'en présentent jamais. Rarement la surface entière de l'urne en est recouverte (*Sphagnum*, *Anthoceros*) ; d'ordinaire ils sont localisés sur un point ou sur un autre.

Dans les Splachnacées, c'est sur l'apophyse qui forme, on sait, la majeure partie de la capsule; dans les Funariées, c'est sur le col ; dans les Polytrics, sur l'étranglement qui sépare l'apophyse de l'urne proprement dite.

Généralement ils se trouvent bien, comme l'a dit Schimper (1), à la base même de la capsule, où ils sont disposés tantôt sur un ou deux rangs irréguliers (Grimmiacées), tantôt réduits à un petit nombre de deux à six. (Ephémérées, Séligériées, *Fissidens*, *Cryphœa*, Fabroniacées.) Dans quelques genres toutefois, il faut les chercher plus haut, et c'est vers le milieu ou le tiers inférieur de l'urne qu'ils sont exclusivement répartis dans les *Encalypta*, Orthotrics.

B. *Sporange*. — Sous le nom restreint de *sporange* nous désignerons la partie du sporogone qui se différencie en spores, par contraste avec le reste des tissus de l'urne que l'on peut appeler stériles. La proportion des uns et des autres est très variable, et parfois la prédominance est excessive en sens contraire. Ainsi d'une part, dans l'*Archidium*, où les cellules mères des spores sont isolées et réduites au petit nombre de une à quatre, on peut dire qu'il n'y a pas, à proprement parler, de

(1) *Recherches sur les Mousses*, p. 65.

tissu sporangial; d'une autre part, dans le genre *Riccia*, où les tissus stériles manquent totalement, le sporogone entier se réduit à un sporange. En dehors de ces deux cas extrêmes, on trouve toujours à la fois dans l'urne, indépendamment de ses parois propres, un tissu sporigène, et d'autres tissus voisins stériles, dont le mode de répartition sert même à établir les deux principaux types de sporanges.

Celui des Mousses forme une simple couche tubuleuse entourant un axe stérile nommé *columelle*, et *toutes* ses cellules donnent naissance à des spores; sa différenciation est donc *complète*. Celui des Hépatiques occupe l'axe même de l'urne, mais sa différenciation reste toujours *incomplète*, en ce sens que les cellules mères des spores sont entremêlées de cellules isolées stériles, désignées sous le nom d'*élatères*, lorsqu'elles revêtent leur forme la mieux caractérisée.

Bien que ces deux types soient ordinairement très distincts, ils sont reliés cependant entre eux par des formes de passage qui montrent leur incontestable affinité. Ainsi le genre *Ephemerum* présente, à l'état jeune, une capsule qui ne diffère en rien de celle des vraies Mousses (Pl. 10, fig. 28); mais la columelle, très mince, se rompt d'abord au sommet, et se résorbe de haut en bas jusqu'à disparaître entièrement à la maturité le spo- range prend alors une apparence axile.

La columelle des *Andreæa*, très distincte et plus solide même que celle de beaucoup de Mousses, n'est pas continue, on le sait, jusqu'au sommet de l'urne; dès lors le tube des spores, au lieu d'être traversé par elle comme un manchon, reste fermé au sommet et la recouvre comme un bonnet. Toutefois nous sommes encore ici très près des vraies Mousses, surtout à cause de la différenciation complète des tissus sporigènes.

Le sporange des *Sphagnum*, que l'on a souvent assimilé au précédent, est réellement bien plus voisin de celui des Hépatiques : car la columelle, très surbaissée, et qui finit par se résorber presque en entier, mérite à peine ce nom ; mais surtout les vraies spores y sont entremêlées de cellules stériles,

désignées, au moment de leur découverte par Schimper, sous le nom impropre de *microspores* (1).

Enfin, parmi les vraies Hépatiques, le genre *Pellia* n'est pas sans nous montrer dans sa capsule une véritable apparence de columelle. A la partie périphérique du sporange, les élatères sont bien entremêlées aux vraies spores, comme dans le groupe entier, mais au centre elles forment à elles seules un faisceau compacte qui s'élève du plancher en forme de colonne axile (Pl. 11, fig. 41).

Formation des spores. — Les cellules mères des spores procèdent des divisions successives qui s'opèrent dans le tissu fertile, et qui s'arrêtent plus ou moins vite après avoir donné de quatre à trente-deux cellules aux dépens de chaque cellule primitive. La plupart du temps il n'y a aucune régularité à cet égard, car on constate dans la même espèce des différences qui doivent dépendre de l'abondance des matières nutritives. Dans les *Archidium*, *Riccia*, *Ephemerum*, la division toutefois semble toujours s'arrêter à quatre. Autre part encore on observe des divergences constantes de genre à genre dans la même famille, qui expliquent l'énorme inégalité de volume des spores. Ainsi parmi les Marchantiées, la division s'arrête à quatre dans le *Conocephalus* et se prolonge jusqu'à seize et trente-deux dans le *Marchantia polymorpha*.

Cette dernière plante doit encore être citée comme exemple d'une particularité qui semble spéciale à quelques groupes d'Hépatiques : alors que la division des cellules primitives chez les Mousses se fait communément suivant les trois directions de l'espace, donnant ainsi des massifs de cellules mères, ou au moins suivant deux directions, comme dans les *Anthoceros*, en donnant des plans de cellules mères, ici la division se poursuit dans une seule direction, et l'on peut voir dans les jeunes capsules les séries rayonnantes de seize et de trente-deux cellules mères encore réunies par groupes qui manifestent leur origine commune (Pl. 11, fig. 33).

(1) *Versuch. einer Entw. geschichte der Torfmoose.* Stuttgard, 1858.

La formation des spores par quatre dans chaque cellule mère est précédée par la double bipartition du noyau primitif; chaque nouveau noyau devient un centre protoplasmique bientôt revêtu d'une membrane propre, en même temps que celle de la cellule mère se résorbe pour mettre les nouvelles spores en liberté. Ce phénomène général admet toutefois deux variations qui semblent séparer assez constamment les Mousses et les Hépatiques. On sait que la membrane de cellulose qui se dépose autour des quatre spores les retient momentanément réunies ensemble, jusqu'à ce que sa lame moyenne vienne à se dissoudre. Or cette dissolution *très rapide* dans les Mousses y précède ou du moins accompagne la résorption de la membrane de la cellule mère, de sorte que les quatre spores déjà isolées sont encore enveloppées ou se débarrassent à peine de leur membrane commune. Le contraire a lieu dans les Hépatiques : l'enveloppe de la cellule mère a disparu depuis un temps notable que les cellules filles sont encore soudées en tétraspore. De plus, leur séparation mutuelle s'opère *lentement* de dehors en dedans, de telle sorte qu'un observateur non prévenu, qui s'en rapporterait à cet état transitoire, y croirait volontiers voir la preuve de leur formation par étranglement. Elles restent ainsi assez longtemps unies par leur portion interne, pour que ce point de l'épispore en conserve souvent un caractère particulier qui lui a valu de certains auteurs le nom de *hile* (Pl. 11, fig. 36). Enfin, dans le genre *Sphærocarpus*, la séparation ne se produit jamais, même dans le fruit complètement mûr. M. Petounnikow, en faisant connaître cette particularité remarquable dès 1867 à la Société botanique, l'expliquait par la persistance de la membrane de la cellule mère spéciale autour des jeunes spores. Mais cette interprétation n'est pas admissible, car on peut assister dans cette espèce à la résorption totale et hâtive de la membrane commune. Ce qui retient les spores unies plus longtemps ici que dans les autres Hépatiques, mais par un procédé tout analogue, c'est la lame moyenne de cellulose interposée entre leurs parois contiguës.

Tissus stériles. — Le seul point commun qui rattache les unes aux autres les cellules stériles, éparses dans le sporange des Hépatiques, c'est qu'elles représentent des cellules mères avortées. La ressemblance au début est complète, et parfois la différence n'apparaît qu'assez tard, en même temps que cesse leur fonction nutritive. Quelques-unes gardent même jusqu'à la fin leur forme arrondie (simples ou cloisonnées), comme celles qui garnissent la portion périphérique de la capsule du *Sphærocarpus*. D'autres s'allongent un peu, en se cloisonnant une ou deux fois transversalement : ainsi dans l'*Anthoceros*. Mais celles qui méritent réellement le nom d'élatères présentent, quand elles sont totalement développées, des épaississements qui rendent leur membrane très sensible aux influences hygroscopiques. Leur présence est, on sait, caractéristique des deux familles des Jungermanniacées et des Marchantiées. Elles sont constituées par des cellules allongées, simples, accidentellement rameuses, comme dans le *Madotheca platyphylla*, et rarement cloisonnées; même dans l'*Aneura pinguis*, où de semblables cellules sont suspendues en faisceaux à la voûte du sporange, on peut les regarder comme formées de plusieurs élatères soudées bout à bout. Ces dernières sont en outre remarquables par leurs épaississements plutôt annelés que spiralés (Pl. 11, fig. 39).

Le nombre des spires peut aller jusqu'à quatre. Dans quelques genres il est assez constant : 1 dans *Aneura*, *Lejeunia* et *Frullania;* 2 dans beaucoup de Jungermannes, *Marchantia*, *Targionia;* 3 dans *Reboullia*. Il varie de 2 à 3 (*Pellia*, *Fossombronia*), de 3 à 4 (*Conocephalus*). La plupart sont fusiformes, ou tout au plus ont-elles, comme dans *Conocephalus*, une extrémité obtuse et l'autre plus atténuée. Dans la tribu des Jubulées elles sont fixées aux deux bouts, qui pour cela se terminent par une sorte d'empatement (Pl. 11, fig. 38); ce sont les seules qui soient verticales et traversent toute la cavité du sporange. Dans les *Aneura* et *Metzgeria*, elles divergent de haut en bas (Pl. 11, fig. 40) et sont libres à leur extrémité inférieure. Celles des *Pellia*, *Marchantia*, rayonnent obliquement de bas

en haut vers les divers points de la voûte, tandis que celles des vraies Jungermanniées, Platyphyllées, etc., sont tendues horizontalement le long des parois latérales.

Nous avons vu plus haut que la columelle des Mousses est parfois incomplète (*Sphagnum*, *Andreæa*), ou qu'elle se résorbe en entier (Éphémérées), ou même qu'elle manque totalement à l'*Archidium*. En dehors de ces cas exceptionnels, on s'accorde à regarder comme assez uniforme ce faisceau cellulaire occupant l'axe du fruit. Les ouvrages descriptifs renferment bien, mais éparses et parfois inexactes ou incomplètes, des particularités qui s'y rattachent : il ne sera pas inutile de les coordonner ici méthodiquement.

La configuration de la columelle dans les fruits jeunes dépend de la place qui lui est laissée par les organes voisins, surtout de la forme et de la profondeur du sporange, ou encore de la lacune aérifère qui l'environne. Ces détails manquent d'intérêt; ils sont d'ailleurs bien connus, et ressortent de la simple inspection d'une coupe longitudinale de la capsule. Considérons plutôt les modifications ultérieures qu'elle subit.

Tant que les spores sont en voie de formation, la columelle, essentiellement nourricière, se trouve gorgée de matières nutritives, qui émigrent et disparaissent peu à peu pendant la maturation.

Dès lors son rôle actif est terminé. Ses tissus, devenus inutiles, privés de rigidité et sollicités en outre par des tractions diverses, ne tardent pas à se rompre ou à se résorber suivant des modes assez constants pour fournir à la classification d'excellents caractères.

Il est rare que la columelle continue jusqu'à la fin à occuper l'axe du fruit, qui reste alors nécessairement indéhiscent, soit qu'il n'existe pas d'opercule, comme dans les Phascacées, soit que cet opercule, bien formé d'ailleurs, soit retenu en place par cette adhérence (*Systegium*). Rarement encore elle reste entière, et, sans se rompre, se détache seulement de l'épiderme du sommet de l'urne, pour se rétracter tout entière au fond du sporange (*Hedwigia*, *Schistostega*). Ordinairement

elle se rompt, et à des places très diverses. 1° Cette rupture se produit *au sommet des dents du péristome* dans un grand nombre de Mousses pleurocarpes : la columelle ne cède alors à l'opercule que quelques assises de cellules et reste ainsi presque entière. Lorsque d'ailleurs elle est peu rétractile, elle conserve longtemps sa position axile au centre de la capsule vide (*Fontinalis*, *Neckera*, Hookeriacées, etc.). Le plus souvent elle se raccourcit beaucoup et disparaît au fond de l'urne (*Cryphæa*, *Homalia*, Leucodontées, *Habrodon*, *Anomodon*). Quelquefois au contraire son retrait est plus faible que celui de la capsule, ce qui la rend saillante à la maturité (Splachnacées). 2° La rupture la plus fréquente dans les genres acrocarpes correspond au niveau de la déhiscence operculaire, et le tronçon inférieur demeure, plus ou moins réduit dans sa longueur, attaché au fond de la capsule. Pour la portion supérieure, elle peut tomber avec l'opercule (Buxbaumiées, *Bryum*, Orthotrics, Fissidentacées, etc.), ou servir d'axe au péristome enroulé autour d'elle (*Barbula*), ou se diviser longitudinalement en autant de segments qu'il y a de dents au péristome pour les doubler intérieurement (*Tetraphis*), ou enfin former une sorte de tambour qui ferme complètement ou en partie l'orifice du sporange (*Hymenostomum*). 3° Dans quelques genres la columelle se rompt *vers sa base*, et par son sommet reste adhérente à l'opercule, avec lequel elle tombe d'une seule pièce (*Schistidium*, *Climacium*, *Dissodon Hornschuchii*). Enfin le groupe des Polytrics nous présente le phénomène le plus complexe, et qui ne se rattache à aucun des précédents. Ce qui l'en distingue avant tout, c'est le mode d'*articulation* de la columelle, qui lui permet de se séparer à son sommet de l'opercule par simple dissociation, sans aucune déchirure des tissus. Ce plan de séparation correspond au sommet des dents du péristome, et la couche supérieure des cellules reste même adhérente à ces dents pour former un épiphragme. C'est seulement au-dessous de cette membrane tendue et persistante qu'il se produit plus tard dans la columelle une véritable rupture.

C. *Déhiscence du sporogone.* — La columelle joue ici un rôle incontestable.

Chez les *Andreœa*, son retrait détermine l'affaissement des parois et leur rupture valvaire.

Dans les vraies Mousses, si cette colonne centrale ne se brise en quelque endroit de sa longueur, sa persistance suffit à empêcher la chute de l'opercule, d'ailleurs bienc onformé (*Systegium*). Toutefois il faut voir la principale cause de déhiscence dans les différenciations épidermiques qui la préparent. Beaucoup d'auteurs, et entre tous Schimper, ont décrit avec soin ce mécanisme et le mode de formation de l'anneau; il n'y a pas lieu de s'y arrêter ici.

L'*opercule* dont la notion est très claire, n'est pas toutefois aussi conforme dans sa structure qu'on l'a répété. Sans rappeler les adhérences fréquentes qu'il conserve avec la columelle ou ses parties, il faut montrer dans quelle mesure sa composition varie.

Il est rare qu'il se réduise à la simple assise épidermique; dans ce cas, il peut toutefois se séparer régulièrement de l'urne (*Hedwigia*), ou bien s'en détacher quelquefois par lambeaux (*Tetraphis*). Dans les *Sphagnum*, où il ne possède aucune adhérence avec la columelle, il se double intérieurement des trois assises de cellules qui le séparent du sporange. La plupart du temps il est renforcé de la même façon par les deux, trois ou quatre couches de parenchyme interposées entre lui et le péristome externe. Dans *Cinclidotus riparius*, il emporte encore avec lui dans sa chute une partie extérieure de ce péristome, c'est-à-dire des parois de cellules épaissies et colorées, mais qui manquent d'adhérence entre elles et avec la formation principale (Pl. 11, fig. 48). Celui des Polytrics présente intérieurement des sortes de stries verticales provenant de ce que les assises cellulaires y varient de deux à six; mince en face des dents du péristome, il s'épaissit notablement dans leurs intervalles (Pl. 11, fig. 45). Enfin son épaisseur devient énorme au sommet, car elle comprend les vingt à trente couches de cellules formant tout le parenchyme mas-

sif qui surmonte le plan de désarticulation de la columelle.

On voit ainsi combien peu on est fondé à dire, d'une manière générale, que l'opercule est constitué par l'épiderme caduc, ou encore, avec Schimper, que sa structure est comparable à celle de la paroi capsulaire et formée d'un même nombre de couches de cellules.

Le *péristome*, qui oppose dans la plupart des Mousses un dernier obstacle à la dissémination des spores après la chute de l'opercule, est d'un si grand secours pour l'étude systématique, que les bryologues en ont décrit avec exactitude les plus minutieux détails. Cependant, sous le rapport de son développement, on admet plus d'uniformité qu'il n'en existe réellement. L'assertion est d'autant plus fâcheuse que la plupart des ouvrages classiques présentent volontiers comme types des exemples qui ne sont que de rares exceptions. Il en est ainsi pour le péristome, si souvent figuré, du *Funaria hygrometrica*, où les dents externes sont opposées aux cils internes, ce qui est un caractère spécial à la famille des Funariées.

Le péristome des Polytrics s'écarte de tous les autres, on le sait, parce que chaque dent est formée de cellules massives, au lieu d'être constituée comme ailleurs par de simples membranes épaissies (Pl. 11, fig. 45). Cet épaississement, pour produire les péristomes simples ou les péristomes externes, affecte des membranes verticales tangentielles situées à des profondeurs variables : c'est la quatrième dans *Barbula ruralis*, la cinquième dans *Leucobryum glaucum* (fig. 43 et 44), la sixième dans *Fontinalis antipyretica* (fig. 47). Quelquefois d'autres épaississements isolés se produisent en outre dans les couches extérieures (*Orthotrichum cupulatum*, *Cinclidotus riparius*, fig. 48 et 46) ; mais comme ils manquent de cohérence, ils tombent isolément ou restent soudés à l'opercule. Les péristomes si fugaces des *Cinclidotus aquaticus*, *Encalypta vulgaris*, etc., présentent exactement les mêmes caractères d'incohérence, ce qui explique leur absence complète au sommet de beaucoup d'urnes déoperculées, mais les débris se retrouvent adhérents, soit à l'opercule, soit à la columelle. Le péri-

stome des *Tetraphis*, dont on a voulu faire un type particulier, se rattache réellement à celui de tous les péristomes simples; mais ici c'est une couche relativement superficielle (la troisième tangentielle) qui s'épaissit (Pl. 11, fig. 42); de plus, au lieu de s'en séparer tout de suite, la columelle se scinde en autant de parties qu'il y a de dents, et leur sert de doublure intérieure, au moins au début, car finalement il n'est pas rare de la voir s'en détacher. On ne peut regarder non plus comme exception importante ce fait, qu'il naît assez profondément, à dix ou douze rangées de cellules, au-dessous de la fente operculaire. Son caractère le plus exceptionnel tient à ce qu'il échappe à la loi générale posée par Schimper pour les péristomes simples, et qu'il ne continue pas supérieurement l'enveloppe externe du sporange.

Les membranes qui constituent le péristome interne sont très souvent continues à la base en forme de tube complet, qui ne se sépare qu'assez haut en forme de cils ou de lanières. Cette disposition mécanique explique leur solidité relativement plus grande, quoique les épaississements y soient presque nuls, et que tout s'y réduise d'ordinaire à une modification chimique des tissus. Les épaississements, quand ils existent, portent plutôt sur les angles des cloisons communes, ou sur les parois radiales alternant avec les dents du péristome externe. Dans les Fontinales, les cloisons tangentielles, s'ajoutant aux précédentes, communiquent à l'ensemble l'aspect d'un treillage (Pl. 11, fig. 47).

DES ENVELOPPES DU SPOROGONE.

Les parties accrescentes de la plante mère destinées à protéger le sporogone, et à composer avec lui l'ensemble de la fructification, se distribuent en deux catégories naturelles : l'enveloppe intime, constituant au début un sac parfaitement clos et renfermant dans son sein l'embryon, puis les enveloppes annexes, qui n'ont avec lui que des relations éloignées.

Enveloppe immédiate du sporogone.

NOTION DE L'ÉPIGONE ET DE SES PARTIES.

L'introduction d'un terme nouveau dans une science où la glossologie est aussi surchargée que la botanique ne peut se justifier que par une nécessité absolue. Aussi, en proposant l'emploi du mot *épigone* pour désigner le sac protecteur du sporogone des Muscinées, importe-t-il d'établir : 1° la nécessité d'un terme spécial pour cet organe ; 2° le défaut de toutes les expressions employées précédemment pour cela.

Le premier point s'appuie, par analogie, sur la même raison qui a fait créer le terme de péricarpe pour l'ovaire accru et fécondé des plantes supérieures. C'est ainsi, du reste, que l'ont toujours pratiqué les botanistes : le désaccord n'existe entre eux que sur le choix de l'expression.

Le mot de sac embryonnaire, spécial aux Phanérogames, n'a jamais été proposé.

Celui de *coiffe* semble d'un emploi commun parmi les auteurs classiques récents et ceux qui ont traité spécialement des Hépatiques. « Pendant que le sporogone se développe, la partie renflée de l'archégone s'accroît aussi ; par une abondante multiplication de ses cellules constitutives, elle se dilate en enveloppant le jeune sporogone ; en cet état, on la désigne sous le nom de *coiffe* (1). » Toutefois cette notion semble mal appuyée et contraire à la tradition constante de la bryologie, remontant non pas seulement à Bridel ou Hedwig, mais jusqu'à Dillenius et Linné. Jussieu faisait déjà cette remarque en parlant des Hépatiques : « Arillæ germinis non infrà circumscisso, nec ideo calyptræ instar stipitatum fructum obtegente (2). » Enfin Schimper (3), résumant sur ce point l'usage universel de ses devanciers, a donné de la coiffe cette défini-

(1) Sachs, *Traité de Bot.*, trad. franç., p. 403.
(2) *Gen. plant.*, p. 10.
(3) Schimper, *Syn. Musc. europ.*, p. XXI.

tion magistrale : « Archegonii cellula germinativa tunicâ cellulosâ inclusa reperitur ; rudimento capsulæ ex hâc cellulâ enato ascendente, tunica illa ad basin archegonii vel paulo supra transverse rumpitur, sursùmque tollitur ... *hoc tempore* a bryologis nomine *calyptræ* vocatur. » Comment se fait-il, que, contrairement à cette terminologie traditionnelle, les auteurs aient appliqué aux Hépatiques le mot de coiffe dans un sens tout différent? Peut-être en trouverait-on la raison dans ce fait que la plupart, écrivant en allemand et ayant à leur disposition les deux mots distincts *Mütze* et *Haube*, ont pensé que la confusion pouvait ainsi s'éviter. Mais cette inconséquence s'explique plutôt par la spécialisation trop absolue des botanistes qui, comme Dumortier, Nees d'Esenbeck, etc., ont disserté sur les Hépatiques sans s'inquiéter de mettre leur langage en harmonie avec la glossologie générale des Muscinées. Il faut remarquer toutefois que cet usage même est assez récent : ainsi le mot de coiffe n'est employé qu'une fois par Lindberg dans son premier ouvrage sur les Hépatiques d'Europe, et encore pour désigner, chez les *Sphærocarpus*, l'organe regardé aujourd'hui comme l'involucre.

Enfin, même de nos jours, un certain nombre de botanistes autorisés ont maintenu dans son sens rationnel le mot de coiffe. Ainsi, M. Kühn ne se sert de ce mot, appliqué aux Andréæacées, qu'après la rupture du sac, désigné par lui avant cette époque sous le nom de *ventre de l'archégone* (*Archegoniumbauch*) (1). M. Duchartre se rattache également à cette terminologie (2).

Il pourrait sembler maintenant que cette dernière expression de « ventre de l'archégone, sac archégonial, ou simplement archégone » devrait suffire, sans aller en chercher une autre. Car souvent ailleurs, en botanique, on conserve à un organe le nom qu'il portait jeune, quelque développement qu'il prenne ultérieurement, pourvu que sa nature et ses fonctions

(1) *Loc. cit.*, p. 35.
(2) *Éléments*, 2e édit., p. 1010.

ne soient pas changées. Si, par exemple, le calice énormément accrescent des *Physalis* garde son nom, il en doit être de même dans le cas présent, et le sac archégonial accru, par suite de la fécondation, n'a pas plus de raison pour le perdre.

Un tel usage serait, en effet, assez rationnel, si l'origine de l'enveloppe du fruit des Muscinées était toujours celle qu'on lui attribue, et provenait purement et simplement de l'agrandissement du ventre de l'archégone primitif. Malheureusement il n'en est pas toujours ainsi, et le langage de M. Kühn, correct lorsqu'il s'applique aux Andréæacées, exprimerait absolument le contraire de ce qui se passe dans le groupe bien voisin des Sphaignes. Chez ces dernières plantes, le sac provient en totalité d'une origine différente, c'est-à-dire de l'accrescence du réceptacle, et cette cavité principale, destinée à devenir la coiffe, se conserve jusqu'à la fin distincte du vrai sac archégonial qui la surmonte comme un petit appendice terminal. Il serait pareillement vicieux d'employer la même terminologie pour des tribus entières de Jungermanniacées (Dilénées, Aneurées, Metzgériées). En un mot, l'inconvénient irrémédiable du mot d'archégone est de faire supposer à l'enveloppe du sporogone une origine constante, qu'elle est loin de posséder toujours, comme on pourra s'en assurer par l'étude du développement.

Il faut dès lors faire abstraction complète de son origine, et, pour la nommer, chercher un terme qui ne préjuge rien à cet égard. C'est ici sans doute que le mot d'*épigone*, employé vaguement dès 1835 par Bischoff, en même temps qu'il créait celui d'archégone, retrouve son application la plus heureuse pour désigner l'enveloppe externe de l'appareil fructifère.

La notion des diverses parties de l'épigone, pour être claire, doit s'appuyer avant tout sur les phénomènes particuliers qui accompagnent sa rupture. Celle-ci, très générale chez les Muscinées, s'y produit de façons assez variées; mais ce qui donne de la valeur à ces caractères, c'est leur constance dans chaque groupe naturel.

Dans les Hépatiques, la rupture est apicilaire; le sporogone

se dégage simplement de son enveloppe en la trouant à son sommet, et en laissant tous les débris à leur place. Dans les Mousses, une partie seulement du sac primitif entoure jusqu'à la fin le pied du sporogone, c'est la *vaginule;* l'autre est emportée par le sporogone dans son mouvement d'ascension, et elle en couronne momentanément le sommet : c'est ce fragment plus ou moins complet, nous le savons déjà, qui mérite proprement le nom de *coiffe*.

Convient-il de donner aussi un nom nouveau à l'organe simplement troué comme un manchon, mais non divisé en portions distinctes, qui reste entier au pied de la soie dans la déchirure apicilaire? En aucune façon; car, pour être perforé, sa forme et son apparence générales n'en sont pas notablement modifiées : c'est toujours le sac de l'épigone. Quoi qu'il en soit du nom qu'on lui donne, celui de coiffe ne peut lui convenir, et sur ce point il est nécessaire de rectifier la terminologie de tous les auteurs qui ont écrit sur les Hépatiques.

Doit-on distinguer aussi dans l'épigone de ces plantes une région correspondant à la vaginule des Mousses? Il est incontestable qu'au point de vue physiologique, il existe dans les deux classes une portion inférieure de l'épigone marquée par une certaine soudure avec le fruit et servant au passage des substances nutritives. Si donc on admettait avec Schimper la définition suivante : « Vaginula pars est illa cui capsula, mediante pedicello, infigitur, et medium tenet inter caulem et fructum » (1), on serait bien forcé de reconnaître son existence dans toute la série des Muscinées. Car il faudrait détourner complètement le sens de la définition pour ne pas l'appliquer à la cavité si spéciale et souvent profonde qui sert à loger le pied de la soie dans les Jungermannes et les *Anthoceros*. Mais la difficulté, pour ces plantes, consisterait à fixer les limites de la vaginule, qui se confond insensiblement avec le reste de l'épigone. On s'explique ainsi pourquoi les auteurs dans leurs descriptions n'en font aucune mention, et répètent unanime-

(1) *Syn. Musc. europ.*, p. XX.

ment que les Hépatiques n'ont pas de vaginule. Chez les Mousses, au contraire, la rupture circulaire du sac épigonial lui assigne une limite certaine. Aussi, pour éviter toute équivoque, il est utile de se rattacher à cette dernière notion, comme plus claire et plus conforme à l'application commune.

DÉVELOPPEMENT DE L'ÉPIGONE.

L'évolution de l'épigone, étant en relation étroite avec son mode de rupture, il est naturel de l'étudier ici successivement dans les classes des Mousses et des Hépatiques.

1° ÉPIGONE DES MOUSSES
à rupture circulaire, succédant à un archégone pédonculé.

1er type : *Archidium*. — Ce genre présente un épigone le plus simple de tous, puisqu'il reproduit presque sans altération l'archégone primitif. Seul le pédoncule, perforé par le pied du sporogone peu de jours après la fécondation, devient le siège de cloisonnements qui transforment ce mince support en une large cavité vaginulaire. Les parois ventrales au contraire ne possèdent aucune croissance analogue; distendues passivement par le sommet du jeune sporogone, elles se déchirent très vite, formant de leurs débris une coiffe rudimentaire (Pl. 10, fig. 32 *bis*).

Partout ailleurs, chez les Mousses, la cavité de l'épigone résulte de l'accrescence de diverses parties de la plante mère en relation immédiate avec l'embryon. Pour décrire avec ordre les différents modes de développement, on peut les ranger en deux séries, suivant que la croissance se localise dans l'archégone lui-même ou dans le réceptacle de l'inflorescence.

1re série.— *Épigones formés par accrescence de l'archégone primitif.*

L'accroissement, après avoir été quelque temps diffus à la surface de l'archégone, s'y localise bientôt en une zone circulaire de méristème, de sorte que la portion supérieure du sac épigonial en procède par formation basipète.

Les cellules du sommet, constituées les premières (Pl. 14, fig. 75), se montrent avec la texture adulte, perdent leur contenu protoplasmique et épaississent fortement leurs parois, alors que celles qui doivent se trouver plus bas sont loin d'apparaître ou seulement en voie de formation. Ce développement est particulièrement facile à vérifier sur les espèces qui possèdent des papilles ou des aspérités quelconques seulement au sommet de la coiffe adulte, telles que l'*Atrichum undulatum*, l'*Encalypta vulgaris*. Le très jeune sac se montre hérissé sur toute sa surface, qui représente la paroi supérieure de l'organe entièrement développé. D'autres plantes, au contraire, qui, comme l'*Orthotrichum affine*, ne possèdent de poils que sur la région moyenne, montrent leur sac épigonial parfaitement glabre à l'origine.

Un des caractères spéciaux à ces épigones est la soudure qu'ils contractent intérieurement avec le sommet du sporogone, par suite de la compression que la croissance terminale de ce dernier exerce sur les parois. Cette union, plus ou moins éphémère, est toujours suffisante, au moins au début, pour la communication des matières nutritives. Il nous a été impossible toutefois de vérifier l'assertion de Schimper, qui a vu la cellule terminale du sporogone fournir en même temps des cellules secondaires pour la jeune capsule et pour la coiffe (1). Plusieurs préparations faites dans ce but ne nous ont rien montré de semblable; au lieu de s'accroître, les couches internes de l'épigone tendent plutôt à se résorber peu à peu, jusqu'au moment où cette destruction totale détermine fatalement la séparation organique du sporogone et de son enveloppe. Le fait est trop important, il semble, pour admettre des exceptions : on peut donc regarder comme distincts, malgré leur soudure intime, les tissus du sporogone et ceux du sac épigonial, les premiers dérivant en entier de l'œuf fécondé, les autres appartenant exclusivement à la plante mère.

L'épaisseur n'est jamais uniforme à la surface de ces épi-

(1) *Recherches sur les Mousses*, p. 61.

gones, parce que leur méristème générateur diminue graduellement d'importance jusqu'à complet épuisement. Dès lors l'amincissement des parois et leur fragilité augmentent régulièrement depuis le sommet jusqu'à la zone où se terminent les partitions cellulaires, et où s'opérera plus tard la rupture. Tels sont les caractères généraux qui se retrouvent chez toutes les vraies Mousses; distinguons-y maintenant deux modes de formation secondaire.

Première formation de l'épigone des Mousses par un méristème se cloisonnant en une seule direction basipète.

La zone génératrice est nécessairement ici *basilaire;* il résulte de là que la rupture devra l'être également. On peut même distinguer facilement, avant qu'elle s'opère, le lien précis de cette déchirure, car l'amincissement graduel des parois de l'épigone atteint son maximum tout au bas du sac, et se détache sans transition des formations épaissies qui lui servent de support et dont l'origine est toute différente (Pl. 13, fig. 63 et Pl. 14, fig. 75). Il résulte encore de cette rupture basilaire que la totalité du sac épigonial devient la coiffe, sans réserver aucune portion pour la vaginule. Celle-ci doit en conséquence être creusée par le pied du sporogone dans l'axe inférieur.

Nous devons reconnaître encore ici deux types distincts, suivant que le méristème générateur de l'épigone envahit le pédoncule même de l'archégone et l'absorbe tout entier dans son développement, ou qu'il se localise au contraire au sommet de ce dernier, en le respectant, vers la base de la paroi ventrale.

2e type : *Hedwigia.* — Il est facile de voir dans le développement de cet épigone le passage très net entre l'*Archidium* et les plantes suivantes. Ici, comme dans l'*Archidium*, la paroi ventrale de l'archégone ne prend qu'un développement insignifiant ; la croissance principale reste localisée dans le pédoncule; mais tandis que dans notre premier type, cet accroissement donnait une vaginule massive, il produit ici le sac même de l'épigone. Celui-ci, d'ailleurs, n'a qu'une croissance très

limitée, et se termine brusquement au lieu même où l'insertion des paraphyses dénote manifestement l'origine du réceptacle. La coiffe de ces Mousses est donc relativement petite, et leur vaginule est creusée dans des parties absolument étrangères à l'archégone par leur nature (Pl. 10, fig. 32).

Il faut rattacher encore ici les Cryphées et les Fontinales, c'est-à-dire les familles autrefois réunies sous le titre un peu vague de Cladocarpes, et même le groupe naturel des Buxbaumiacées (Pl. 14, fig. 75).

3e type : *Phascum*. — Ce genre présente dans sa plus grande simplicité le développement commun à la plupart des Mousses proprement dites. Le sac épigonial dérive exclusivement du ventre de l'archégone, et reste par suite superposé au pédoncule qui prend de son côté un accroissement distinct. La vaginule est encore ici produite par perforation, mais elle appartient au moins en partie par son origine à l'archégone, car le pied du sporogone commence toujours par creuser d'abord le pédoncule (Pl. 13, fig. 63). Si, au lieu d'en rester là, il continue sa marche descendante, la vaginule devient de nature mixte, appartenant par son sommet à l'archégone, par sa base au rameau fructifère.

Ce type si vaste comprend plusieurs variations qui ne peuvent en être séparées, parce que leur épigone proprement dit dérive toujours du sac archégonial primitif, mais où cependant l'accrescence très sensible des tissus sous-jacents marque une véritable transition vers le phénomène que nous présentera le genre *Sphagnum*. Nous rattacherons à l'étude de la vaginule, qu'ils intéressent spécialement, ces détails accessoires, pour ne pas multiplier ici les divisions secondaires au détriment de la clarté.

Deuxième formation de l'épigone des Mousses par un méristème à deux directions d'accroissement.

Elle a pour notes caractéristiques : 1° la *place* où apparaît le méristème, qui n'est jamais basilaire ; 2° son *mode* de cloisonnement suivant les deux sens basipète et basifuge.

Il résulte de là que les extrémités supérieure et inférieure de l'épigone sont constituées avant la partie moyenne, qui garde seule la propriété de se cloisonner horizontalement jusqu'à la rupture. Celle-ci est toujours plus ou moins irrégulière en raison de la largeur de la zone où les parois restent minces. Enfin la portion inférieure du sac épigonial rompu vers son milieu suffisant à constituer la vaginule, le pied du sporogone n'est pas obligé de perforer sa base pour trouver un appui dans les tissus sous-jacents.

On peut distinguer maintenant deux types suivant le lieu où se forme le méristème.

4e type. — Dans les *Andreæa*, la zone génératrice tire son origine du ventre de l'archégone primitif, sans que le pédoncule y prenne la moindre part. Ce dernier, au lieu de s'accroître dans le sens du sporogone, confond plutôt sa croissance avec celle du réceptacle pour former un pseudopode. Sa colonne massive et imperforée demeure jusqu'à la fin distincte de l'épigone, en lui servant seulement de support.

5e type. — Dans les *Polytrichum*, au contraire, ce même pédoncule de l'archégone disparaît totalement, parce que le méristème prend naissance dans ses tissus, et les emploie ainsi à l'édification de l'épigone (Pl. 14, fig. 74).

2e série. — *Epigones non dérivés de l'archégone primitif.*

6e type. — Des *Sphaignes*.

L'épigone entièrement développé de ces plantes comprend trois compartiments distincts et superposés : l'inférieur, assez large, contient seulement le pied du sporange ; le second, de beaucoup le plus spacieux et séparé du précédent par un étranglement, sert à loger la capsule, et il est surmonté à son sommet par le troisième, rudimentaire et vide. Suivons leur mode de formation depuis l'origine.

Après la fécondation, le sac de l'archégone ne se dilate que très faiblement ; aussi le jeune embryon, ne pouvant continuer

à s'y développer, perfore de sa base encore aiguë le pédicelle massif placé au-dessous, et pénètre ainsi jusqu'au rameau foliaire. A ce moment, il s'arrête dans sa marche descendante, et il commence à dilater énormément son pied, qui atteint très vite sa grandeur normale, devient obtus et à surface papilleuse. La loge inférieure, qui sera plus tard la vaginule, est dès maintenant constituée (Pl. 13, fig. 60). C'est alors seulement que commence le développement de la partie supérieure du sporogone destinée à produire le sporange. On sait que cette extrémité ne s'accroît pas, comme dans les vraies Mousses, d'abord en longueur, puis en diamètre; les deux croissances étant simultanées, l'organe a son sommet obtus dès l'origine et ne peut se loger dans la cavité restée étroite de l'archégone. Une rupture analogue à celle des *Archidium* et tout aussi prématurée serait inévitable, si le réceptacle ne continuait à se cloisonner et à fournir une membrane cellulaire capable de recouvrir, à mesure qu'il se développe, la surface entière du sporogone. L'observation de ces faits peut se faire avec la plus grande facilité dans les espèces où les archégones sont groupés, comme dans *S. acutifolium*, car celui des deux qui reste stérile se trouve emporté par la croissance du réceptacle, et il n'est pas rare de le retrouver à diverses hauteurs sur la région moyenne du sac de l'épigone.

On voit ainsi que la petite loge vide, surmontant l'épigone comme un appendice insignifiant, est tout ce qui provient du ventre de l'archégone, dont elle conserve indéfiniment les caractères. C'est donc la première formée. Les deux autres ont ceci de commun, qu'elles sont fournies par l'accrescence du réceptacle, mais successivement, l'inférieure d'abord, la moyenne ensuite. Celle-ci, après la rupture, formera proprement la coiffe remarquable par sa minceur uniforme, étant constituée sur toute la surface par une seule assise de cellules à parois délicates. La lame interne finit même par se résorber au contact du sporogone, de sorte qu'elle se réduit à une simple membrane intimement appliquée sur le fruit. Sa transparence et sa perméabilité parfaites expliquent pourquoi,

longtemps avant la rupture, les parois de l'urne qu'elle recouvre sont déjà pourvues de stomates.

2° ÉPIGONE DES HÉPATIQUES

à rupture apicilaire, succédant à un archégone sessile.

Nous retrouvons ici, comme chez les Mousses, la division en deux séries.

1re série. — *Epigones formés par accrescence de l'archégone primitif.*

Les caractères les plus variés distinguent ces épigones de ceux qui appartiennent à la série correspondante parmi les Mousses.

La surface *entière* du sac de l'archégone fécondé garde la propriété de s'étendre par la production de cloisons nouvelles, longitudinales et transversales, sans ordre régulier. Aussi l'organe, pendant sa croissance, modifie à peine sa forme primitivement ovoïde ou arrondie, toutes les fois que la pression interne du sporogone se maintient égale dans tous les sens. Si au contraire la pression devient plus forte en quelque endroit, la paroi se dilate en ce point, en raison même de la faculté qu'elle conserve de pouvoir se cloisonner. Le sac s'allonge et devient claviforme chez un grand nombre de Jungermanniées (Pl. 12, fig. 57), ou bien il s'étrangle en son milieu (fig. 52); en un mot, il se moule en quelque sorte sur le sporogone, en vertu de sa plasticité, et se prête à ses extensions les plus diverses. Ces épigones se distinguent encore, à leur état parfait, par une épaisseur uniforme ou même un peu plus considérable à la base. La puissance de la paroi varie du reste avec les espèces, elle comprend une ou deux assises de cellules (Ricciées et beaucoup de Jungermannes), deux (*Marchantia*, *Lejeunia minutissima*), trois (*Reboulia*), quatre (*Madotheca*), cinq ou six (*Frullania dilatata*), et jusqu'à huit dans *Plagiochila asplenioides*. La consistance reste sensiblement la même sur tous les points de la surface, et assez faible par suite de la

différenciation peu avancée des éléments cellulaires, toujours minces et pourvus jusqu'à la fin de matières plasmiques. On remarque même dans le genre *Riccia* une affluence croissante de substances nutritives : par exemple la chlorophylle, peu abondante au début, s'accumule graduellement jusqu'à la maturité des spores. Ajoutons enfin comme caractères propres à ces épigones, l'absence complète d'adhérence interne avec le sommet du sporogone et de résorption dans les tissus en contact avec lui.

Si maintenant on pénètre dans les détails de leur évolution, on peut y reconnaître trois types.

7e type : *Riccia* (Pl. 12, fig. 49 et 50). — Cet épigone, le plus simple de tous, représente le ventre de l'archégone dilaté pour loger le sporogone et à peine modifié dans sa forme. Il se distingue en outre par l'extrême délicatesse de ses parois et par la tardiveté de sa déchirure, qui n'a lieu qu'après la maturité totale pour la dissémination même des spores. Ce phénomène enfin consiste plutôt en une résorption qu'en une véritable rupture, et, s'il paraît se localiser, au sommet dans les vrais *Riccia*, à la base dans les *Ricciella*, c'est que l'épaisseur du thalle environnant, étant plus faible en ces endroits, oppose une résistance moins longue au travail de destruction.

8e type : *Sphærocarpus* (Pl. 12, fig. 51 et 52). — L'épigone est encore ici tout entier formé par le sac archégonial plus ou moins modifié dans sa forme, sans être toutefois perforé à sa base. Il se distingue du précédent par sa rupture nettement apicilaire et antérieure à la déhiscence du sporange. C'est celui qu'on trouve dans la plupart des genres de Marchantiées, et dans la tribu des Jubulées parmi les Jungermanniacées (fig. 54 et 55).

9e type : *Radula* (Pl. 12, fig. 57). — Le sporogone joue un rôle actif dans la formation de cet épigone : sous l'effet de la pression qui s'exerce de bas en haut, son pied transperce le plancher de la chambre archégoniale, et s'insinue à des profondeurs variables dans l'axe fructifère. Cette cavité inférieure correspond exactement à la vaginule de beaucoup de Mousses

et en remplit les fonctions. On la retrouve dans la presque totalité des tribusdes Jungermanniacées.

2e série. — *Epigones formés par accrescence du réceptacle.*

Le sac de l'archégone subit ici, après la fécondation, quelques partitions longitudinales qui élargissent sa cavité sans augmenter sa profondeur. Au lieu de conserver sa forme primitive et de constituer, comme dans les *Sphagnum*, une petite cavité distincte du reste de l'épigone, il concourt à en former la partie supérieure, la voûte. Mais ce qui montre sa faible part et le rôle prédominant du réceptacle, c'est le déplacement graduel des archégones stériles. A la constitution complète, ce n'est pas à sa base qu'il faut chercher ces appendices, mais vers le sommet. Lorsque leur caducité précoce empêche de constater extérieurement le phénomène, il suffit de suivre l'accroissement de l'organe à ses diverses périodes au moyen de sections longitudinales. Leur observation directe manifeste très clairement l'évolution basipète de l'enveloppe entière aux dépens des tissus inférieurs à l'archégone (Pl. 13, fig. 58 et 65).

Le caractère commun le plus saillant de ces épigones est leur grande épaisseur, formée de 6 à 10 assises cellulaires, et par suite leur solidité, qui oppose une assez longue résistance à la rupture apicilaire. Leur forme est généralement cylindracée ou en massue, et leur surface souvent recouverte de poils hérissés ou de tubercules. On distingue parmi eux trois types, surtout par la partie de l'axe qui sert à les former.

10e type : *Calypogeia* (Pl. 13, fig. 65). — Dans ce genre, comme dans tous ceux qui composent la tribu naturelle des Géocalycées, l'épigone résulte de l'accrescence des couches *internes* du réceptacle qui supporte l'archégone. Les couches externes prennent bien un accroissement concomitant, mais donnent naissance à une enveloppe distincte que nous retrouverons plus loin sous le nom de *perigynium*. Parfois une soudure congénitale plus ou moins complète unit cette enveloppe exté-

rieure avec le véritable épigone. C'est une transition très nettement indiquée vers les types suivants, qui s'observe surtout dans les *Geocalyx*.

11e type : *Jungermanniées* sans périanthe. — L'épigone provient ici de l'accrescence totale des tissus du réceptacle fructifère. On peut y distinguer deux variations secondaires, suivant que cette accrescence n'intéresse que l'extrémité d'un rameau foliacé (*Tricholea*, *Polyotus*) ou la totalité d'une pousse latérale d'un thalle non différencié (*Aneura*, fig. 58, *Metzgeria*, *Dilæna*).

12e type : *Anthoceros*. — Il suffit, pour distinguer l'évolution dans ces plantes, de faire remarquer que l'archégone, mal différencié par rapport aux tissus du thalle, ne fournit pas même la plus minime partie de l'épigone. Celui-ci se sépare encore nettement de tous les précédents sous le rapport de sa rupture prématurée.

En somme, les types d'épigone que nous venons de décrire diffèrent à la fois par le mode de leur développement et celui de leur rupture finale.

En voici les caractères résumés sous forme de tableau :

MOUSSES.

Epigone à déchirure latérale circulaire.

Constitué par l'archégone non accrescent. Rupture prématurée.		*Archidium.*
Formé par l'accrescence de l'archégone. Rupture hâtive.		
Méristème générateur se cloisonnant en une seule direction basipète, localisé	dans le pédoncule de l'archégone..	*Hedwigia.*
	à la base de la région ventrale....	*Phascum.*
Méristème se cloisonnant en double direction, basifuge et basipète, localisé	dans le pédoncule de l'archégone......	*Polytrichum.*
	dans la paroi ventrale de l'archégone	*Andreæa.*
Formé par l'accrescence du réceptacle. Rupture tardive.....		*Sphagnum.*

HÉPATIQUES.

Épigone à déchirure irrégulière ou apicilaire.

Formé par l'accrescence de l'archégone.
Non modifié dans sa forme. Résorption finale irrégulière. *Riccia.*

Modifié dans sa forme, à rupture apicilaire.
- Renfermant le sporogone tout entier.. *Sphærocarpus.*
- Perforé à sa base par le pied de la soie. *Radula.*

Formé par l'accrescence du réceptacle,
Au-dessous des parois d'un archégone différencié. Rupture tardive.
Formé par accrescence des couches internes du réceptacle. *Calypogeia.*
Formé par accrescence du réceptacle tout entier........... *Aneura.*
Autour d'un sporogone non protégé par un archégone différencié. Rupture hâtive.............................. *Anthoceros.*

DES PARTIES DE L'ÉPIGONE.

1° DE LA COIFFE.

On sait que la coiffe est produite par la déchirure latérale du sac de l'épigone. Il nous reste à compléter ici la description des phénomènes variés qui lui donnent naissance, celle des caractères particuliers de structure qu'elle possède à ce moment, et à la suivre dans son développement ultérieur.

A. — *Formation de la coiffe ; modes de rupture.*

On a souvent parlé de la formation hâtive de la coiffe chez les Mousses, et nous avons aussi employé plus haut cette locution : cela doit s'entendre évidemment dans un sens purement morphologique, et, quel que soit le temps absolu qui s'écoule entre la fécondation et la déchirure de l'épigone, celle-ci sera hâtive si elle correspond à une phase peu avancée de la différenciation du sporogone, tardive dans le cas contraire. On a pu voir que cette distinction ne sépare pas exactement les Mousses des Hépatiques, et qu'elle ne correspond pas davantage aux principaux modes de rupture apicilaire ou latérale;

ajoutons que ce caractère le cède absolument à l'autre en précision. En effet, parmi les Mousses, on observe de très grandes inégalités à cet égard. Dans l'*Archidium*, la rupture coïncide avec les premiers développements du sporogone; la plupart du temps, sans être aussi prématurée, la déchirure de la coiffe précède beaucoup la différenciation du sporange; elle l'accompagne dans certains genres (*Hedwigia*, *Orthotrichum*); enfin elle tarde à se produire jusqu'à la maturité des spores chez les *Sphagnum*.

La déchirure latérale est ordinairement circulaire et par suite complète; la coiffe qui en résulte chez les Mousses recouvre comme un bonnet la tête du sporogone et justifie bien son nom. Dans le seul exemple que nous offre le genre *Archidium* elle est très irrégulière et souvent incomplète. Le phénomène n'est, du reste, pas identique dans tous les individus de cette Mousse dégradée. Parfois on y trouve, comme dans les *Sphagnum*, une petite coiffe bien constituée, quoique rudimentaire. D'autres fois la déchirure ayant été incomplète et le développement du sporogone trop brusque, le sac épigonial tout entier, ou diminué de quelques lambeaux, se trouve rabattu sur le côté. Sous ce rapport, comme sous plusieurs autres, l'*Archidium* se place ici à la limite des Mousses et des Hépatiques avec des caractères incertains.

Parmi les vraies Mousses, la coiffe issue d'une déchirure complète peut se séparer avec plus ou moins de netteté de la partie inférieure. La régularité de la rupture provient de ce qu'elle est précédée par une modification spéciale dans les tissus du sac épigonial. On voit alors se dessiner une bande circulaire assez étroite et horizontale correspondant au lieu même où se sont terminés les derniers cloisonnements de l'épigone. Les cellules de cette bande peuvent ne différer des autres que par leur contenu dépourvu de matières plasmiques (*Atrichum*, Pl. 14, fig. 73) ailleurs elles sont plus étroites, à cloisons horizontales plus minces et nettement parallèles (fig. 72); enfin leur disposition peut en outre contraster avec celle de leurs voisines (fig. 70). C'est l'endroit où se produira la rupture

quand agira la poussée du sporogone, et la déchirure sera d'autant plus régulière que la bande de différenciation est plus étroite et mieux définie. Déjà, dans *Atrichum*, la déchirure manque de netteté à cause de sa largeur trop grande ; dans les cas où rien de semblable n'apparaît, la rupture n'a plus aucune régularité, et la coiffe est laciniée à sa base (*Andreæa*, *Voitia*). Plus irrégulière enfin est celle des *Sphagnum*, où le sac épigonial, uniformément mince, reste susceptible de se déchirer également sur toute sa surface.

Des faits intermédiaires se passent lorsque la bande de tissus différenciés qui prépare la rupture n'intéresse que les assises externes de l'épigone, et surtout lorsqu'une lacune préalablement formée sépare les deux couches profonde et superficielle. Alors la rupture n'est bien nette que dans cette dernière ; les membranes internes, mi-résorbées, se déchirent irrégulièrement et forment de leurs débris mortifiés comme une sorte de collerette (Orthotrics, Funariacées, etc.). Il convient de garder ce nom de collerette pour désigner les replis qui proviennent ainsi exclusivement des assises *intérieures* de l'épigone, et les distinguer de ceux que Schimper a confondus sous le nom de *vaginula adauctrix*, formés par la base entière du sac épigonial. Ce dernier fait s'observe surtout chez les *Andreæa*, et parmi les vraies Mousses, dans la famille naturelle des Polytrics, à laquelle il ajoute un nouveau trait caractéristique. Ici la rupture, au lieu de se faire à la base, se produit au tiers inférieur du sac dans les *Atrichum*, vers le milieu dans les *Pogonatum*, et plus haut encore dans les espèces du genre *Polytrichum*.

B. — *Caractères particuliers de la coiffe au moment de la rupture.*

L'épaisseur des parois, inégale, nous le savons, aux différentes hauteurs, reste le plus souvent uniforme sur toute la périphérie à un même niveau, de sorte que la section transversale de l'organe présente une figure plus ou moins régulièrement annulaire (Pl. 14, fig. 71). Toutefois il n'en est pas toujours

ainsi, et des côtes saillantes séparées par autant de sillons profonds marquent dans sa longueur le sac épigonial des Orthotrics (Pl. 14, fig. 66) et des *Tetraphis*. Chez cette dernière plante, où les épaississements sont plus spécialement remarquables par leur régularité, les huit ou dix côtes longitudinales sont en outre renforcées de petits mamelons échelonnés qui rendent leur crête sinueuse. Dans les genres *Glyphomitrium* et *Coscinodon*, les sillons sont rudimentaires et visibles seulement au sommet; ils n'existent que vers la région moyenne dans les *Ptychomitrium*.

La nature des tissus qui composent la coiffe des Mousses est très ordinairement disparate. La règle commune est que les cellules périphériques sont étroites et épaissies, les internes à parois minces et incolores (Pl. 14, fig. 68 et 69). A cette différence de structure en correspond une autre dans les fonctions: les cellules internes, gorgées de matières plasmiques et intimement appliquées sur le sporogone, remplissent longtemps à son égard leur rôle nourricier, tandis que les cellules extérieures, fortement cutifiées, lui servent surtout de revêtement protecteur. Le seul genre *Pterygophyllum*, parmi les Mousses terrestres, ne nous a montré dans sa coiffe aucune trace de membranes épaissies; de plus les cellules externes, contre l'ordinaire, y montrent le plus grand diamètre (Pl. 14, fig. 71). Les espèces aquatiques ne présentent aucune différenciation dans les cellules, qui restent jusqu'à la fin uniformément minces et remplies de substances de réserve (*Fontinalis*, *Conomitrium*). Partout ailleurs, qu'elles soient épaissies ou non, elles se vident complètement peu de temps avant ou après la rupture.

L'extension superficielle des parois présente une grande inégalité. Tantôt l'ensemble du sac reste parfaitement cylindrique (Bryacées, Polytrics, fig. 74), tantôt il devient conique (Orthotrics, Grimmiacées) ou campaniforme (*Schistostega*, Buxbaumiacées). Chez les Funariacées, le sac se renfle subitement au-dessous du sommet pour limiter une large lacune aérifère; cette lacune atteint une grandeur démesurée dans les Encalyptées, et donne à tout l'organe la forme d'un éteignoir.

Nous ne pouvons insister sur ces détails, malgré l'intérêt qu'ils présentent, à cause de leur constance, pour la distribution systématique.

Quelque variée que soit sa forme, le sac reste caractérisé par sa parfaite symétrie. Aucune de ces irrégularités qui rendent plus tard la coiffe oblique ou bilatérale ne se produit encore, et il ne se passe même dans les tissus aucune modification qui prépare ces déchirures asymétriques. On ne peut donner comme exception les exemples, assez rares du reste, de torsion que présentent certains genres (*Leucodon*, *Leptotrichum pallidum*), et encore moins les plissements longitudinaux qui s'observent vers la base, normalement au nombre de quatre dans les Funariées, plus nombreux dans les Orthotrics, *Glyphomitrium* et plusieurs Grimmiacées.

Des accidents superficiels ou émergences de nature variée rendent parfois très caractéristique la coiffe de diverses familles. Ces détails sont trop connus des botanistes descripteurs pour que l'énumération puisse en être utile. Il importe davantage de faire remarquer que leur mode de développement est assez variable, et de distinguer en outre celles de ces aspérités qui se montrent dès la formation du sac épigonial de celles qui ont une origine ultérieure et n'apparaissent qu'après la rupture sur la coiffe déjà différenciée. Parmi les premières, qui seules doivent nous occuper présentement, les unes atteignent immédiatement leur forme définitive : ainsi les poils rigides et dressés formés d'une double rangée de cellules chez les Orthotrics, ceux des *Homalothecium*, *Pterogonium*, constitués par un simple filament articulé, les papilles des *Encalypta*, *Rhacomitrium*, *Atrichum*, *Cryphœa*, etc. D'autres conservent au contraire une croissance prolongée, qui peut se faire de deux manières très distinctes. Tantôt elle est *terminale*, et donne naissance à des poils rubanés, flexueux, rameux, dont les cellules supérieures restent longtemps pourvues de chlorophylle : c'est ainsi que se produit la chevelure épaisse, tombante et feutrée, qui recouvre en entier le sac des *Pogonatum* et *Polytrichum*. Tantôt le développement est *basilaire*, comme dans les

poils paraphysiformes ou paraphyses accrescentes des Neckéracées, *Leptodon Smithii*.

Lorsque l'organe a atteint sa formation complète, des phénomènes de résorption viennent d'ordinaire modifier ses tissus. Si l'on excepte les quelques familles des Bryacées, Polytrics et Neckéracées, les couches internes au contact du sporogone se dissocient partiellement, une fois qu'elles ont achevé de remplir leur rôle nourricier. La lacune aérifère qui les remplace est de tout autre nature que celle qui se forme par dilatation primitive des parois dans les Funariacées et Encalyptées. Vers la base, lorsque cette résorption est incomplète, elle commence à se produire dans les couches moyennes, de sorte qu'il reste un lambeau annulaire de parenchyme adhérent au sporogone et séparé par la lacune de la paroi principale. Les Grimmiacées et Orthotrics montrent cette disposition avec la plus grande évidence. Ce phénomène rend parfaitement compte de l'origine de la collerette qui accompagne si souvent la vaginule après la rupture.

C. — *Développement ultérieur de la coiffe.*

La coiffe des Mousses continue parfois à grandir, mais les modifications qu'elle subit pendant cette dernière période appartiennent d'ordinaire à l'ordre mécanique plutôt que physiologique. Celles-ci ne sont possibles, on le conçoit, qu'autant que persiste l'adhérence de la coiffe avec le sommet du sporogone. Aussi les familles telles que les Bryacées, Hedwigiées, Splachnacées, Polytrichacées, où cette adhérence est fugitive, n'en présentent aucune trace. Ailleurs ces changements se réduisent à une simple consolidation des tissus; dans quelques cas seulement il y a croissance proprement dite. Un des exemples les plus curieux est celui qui produit les franges de la coiffe des *Campylopus*. Lorsqu'on l'observe immédiatement après la rupture, la partie basilaire de cette coiffe ne diffère en rien de celle des autres Dicranées, mais presque aussitôt quelques-unes des cellules inférieures commencent à s'allonger en poils.

Les modifications dues à des causes purement mécaniques n'ont qu'une importance très secondaire, car elles sont souvent déterminées en sens inverse par des circonstances à peine appréciables. Elles consistent en des déchirures longitudinales plus ou moins nombreuses et profondes occasionnées par la courbure de la soie, ou plus souvent par le grossissement de l'urne.

Rien de semblable évidemment ne peut se produire, et la coiffe reste entière, si elle demeure assez ample pour contenir le fruit mûr tout entier (*Encalypta*) ou si, tout en étant très courte, elle suffit néanmoins à recouvrir une minime partie de l'extrémité du sporogone (*Conomitrium*, *Cryphæa*, *Buxbaumia*, *Fontinalis*).

Ces accidents sont très variables et se rattachent difficilement à des causes communes. Ce que l'on peut dire de plus général, c'est qu'il se produit une seule déchirure, qui rend la coiffe oblique, toutes les fois que le sporogone est lui-même courbé (Dicranées, Hypnacées) ou que l'opercule est large et court (Polytrics). Pour que la coiffe conserve sa symétrie avec plusieurs déchirures longitudinales, il faut que le sporogone reste droit et atténué au sommet (*Rhacomitrium*, Orthotrics). Cependant on trouve des exemples qui échappent à ces règles.

L'attitude de la coiffe déchirée est assez constante : si elle reste symétrique, elle recouvre l'opercule comme un bonnet, d'où son nom de *mitriforme;* dans le cas contraire, elle devient oblique, et se trouve rabattue d'un côté comme un capuchon, et on l'appelle pour cela *cucullée*. Quelques Bryacées présentent à cette dernière disposition une exception accidentelle qui s'explique par la manière variable dont se produit la déchirure longitudinale unique. Si elle est causée par la courbure caractéristique que présente la soie à son sommet, elle est hâtive, et rien d'extraordinaire ne se passe; mais lorsque intervient d'abord la dilatation de l'urne, la courbure de la soie, survenant sur ces entrefaites, a pour effet de décapuchonner complètement le sommet du fruit; la coiffe, alors déchirée au sommet et intacte à sa base, entoure la capsule

comme une sorte de gaîne. Ce fait, assez fréquent, par exemple dans *Mnium hornum*, devient normal dans les *Discelium*. Il se passe encore quelque chose d'analogue, moins la courbure du pédicelle, dans les Cylindrothéciées, *Climacium*, en ce sens que les coiffes, démesurément allongées, malgré leur unique déchirure longitudinale, conservent leur attitude dressée. Cela tient à ce que la déchirure, produite d'abord dans la région moyenne par le grossissement de l'urne, ne se prolonge pas ou très tard jusqu'à la base de la coiffe. Celle-ci continue à embrasser étroitement le sporogone, et son sommet à recouvrir l'opercule.

La chute définitive de la coiffe n'est pas en rapport plus immédiat avec l'histoire du développement ; c'est un accident purement physique, qu'il faut se garder de confondre avec celui où toute soudure organique vient à cesser entre cet organe et l'opercule. Le temps qui sépare les deux phénomènes est très variable, et dépend uniquement de la conformation des parties. Ainsi dans les Polytrics, comme dans les Bryacées, la coiffe n'a qu'une adhérence fugitive avec le sporogone, et cependant très caduque chez celles-ci, elle persiste au contraire longtemps chez les autres. Cette particularité est due à la structure toute spéciale de la coiffe retenue à sa place par l'abondance des poils feutrés dont elle environne la capsule. Autre part la chute définitive pourra être retardée par des dispositions tout aussi accidentelles, par la protection des feuilles périchétiales (*Hedwigia*), ou par la longueur exagérée de l'opercule terminé en bec (*Leucobryum*, *Dicranum*), ou par une adhérence de simple contiguïté, lorsque aucune résorption interne n'est venue interposer de lacune entre son tissu et celui de l'urne (*Pleuridium*, *Astomum*).

2° DE LA VAGINULE.

Nous entendons ici sous ce nom la partie inférieure du sac épigonial séparée de la coiffe par la déchirure circulaire. Si, pour la raison indiquée plus haut, nous n'adoptons pas la définition de Schimper appuyée sur une idée physiologique, à

plus forte raison ne devons-nous pas faire intervenir dans le cas présent la question de l'origine, car il n'est rien de plus variable, et l'on ne pourrait en tenir compte sans s'exposer à la confusion la plus complète.

Il y a lieu de s'étonner assurément de la conformité avec laquelle on voit attribuer partout la formation de la vaginule à une accrescence du réceptacle (1).

Car l'étude du développement montre que l'origine de la vaginule est loin d'être aussi simple et aussi constante. Il suffira d'examiner ici les cas les plus tranchés, et d'indiquer ensuite quelques modes de formation mixte qui relient ces principaux types entre eux.

1° Vaginule formée par la base persistante du sac de l'épigone qui se rompt loin de sa base.

Type des *Polytrichum*. — La vaginule et le reste du sac épigonial ont ici, pour *commune origine*, le pédoncule de l'archégone transformé en tissu générateur. Il en résulte, que nulle délimitation tranchée ne permet de distinguer avant la rupture la partie du sac qui persistera de celle qui se détachera pour former la coiffe. L'ensemble constitue un tube étroitement appliqué sur le sporogone, parfaitement cylindrique et homogène dans la composition de ses éléments. Comme la rupture se produit vers le sommet de ce sac, la partie inférieure, et souvent la plus importante, se trouve directement transformée en vaginule. Celle-ci ne présente avec le pied de la soie qu'une adhérence presque nulle et sans trace de soudure, aussi ne doit-elle un peu de solidité qu'à la longueur et à la forme resserrée de la gaine dont elle embrasse étroitement la base du sporogone (Pl. 14, fig. 74).

Dans tous les autres types que nous allons étudier, il apparaît au contraire une différence très nette, même avant la rupture, entre la vaginule et le sac de l'épigone qui deviendra la coiffe. C'est une conséquence de leur diversité d'origine. Le sac épi-

(1) Schimper, *Syn. Musc. europ.*, p. xx.

gonial résulte constamment d'une zone de méristème dont le siège ordinaire est à la limite du sac de l'archégone primitif et de son pédoncule, tandis que la vaginule se constitue par des procédés tout différents et que l'on peut ramener à deux principaux. Tantôt le pied du sporogone se creuse simplement une cavité dans les tissus de la plante mère, qui ne remplissent alors qu'un rôle passif; tantôt au contraire ils contribuent activement à fortifier encore par leur accrescence la gaine d'adhérence.

2° Vaginule formée par simple perforation des tissus de la plante mère.

Type des *Hedwigia*. — La formation est marquée ici à son début par l'allongement rapide de l'embryon dont la base perfore de bonne heure le sac de l'archégone, pour s'insinuer dans les tissus inférieurs de la tige feuillée. Ce qui rend, dans le cas présent, le phénomène remarquable, c'est, outre l'absence d'accrescences quelconques, la profondeur énorme où pénètre le pied du sporogone dans l'axe du rameau, au point qu'il représente à lui seul près des trois quarts de la longueur totale de l'organe entièrement développé. L'adhérence devient aussi très intime, et finalement la dissection est impuissante à séparer sans déchirures les tissus de l'embryon de ceux du rameau floral auxquels il s'est étroitement greffé (Pl. 10, fig. 32).

Jusqu'ici les tissus de la plante mère n'ont joué qu'un rôle à peu près passif dans la formation de la vaginule; ils vont prendre une part active et prépondérante dans les phénomènes qu'il nous reste à décrire.

3° Vaginules formées par diverses accrescences de l'axe fructifère.

Type des *Phascum* (Pl. 13, fig. 62 et 63). — Les phénomènes d'accrescence sont réduits au minimum dans ce genre, qui représente sous ce rapport la majorité des familles acrocarpes. Si l'on suit la formation de la vaginule, on la voit se constituer aux dépens du pédoncule de l'archégone. Une fois la fécondation

opérée, une abondante multiplication de cellules transforme ce mince support en un massif élargi atteignant bientôt l'épaisseur de l'axe qui le porte. En même temps le pied du sporogone s'insinue graduellement dans cette colonne, pendant que ses tissus sont encore tendres, et parvient enfin jusqu'à sa base. La vaginule ainsi constituée est caractérisée, à l'état adulte, par l'absence complète, à sa surface, d'appendices quelconques provenant de l'inflorescence. Les archégones stériles et les paraphyses restent en place à sa base, et montrent ainsi avec évidence l'inactivité du réceptacle.

Type du *Leptodon*. — Ici au contraire la surface de la vaginule, recouverte en entier par les archégones stériles et les paraphyses, manifeste clairement la part prépondérante du réceptacle dans sa formation. C'est ce type qui a été pris pour la règle par les observateurs, quoiqu'il se rencontre très rarement : le plus souvent, en effet, par exemple dans la plupart des Mousses pleurocarpes, l'accrescence du réceptacle, au lieu d'être isolée et exclusive, s'ajoute à celle du rameau périchétial entier.

Type du *Climacium*. — Dans ce genre, l'accrescence se limite à la partie feuillée du rameau fructifère, le réceptacle ni le pédoncule de l'archégone ne jouant un rôle appréciable. Ce rameau, d'abord réduit à un bourgeon très court au moment de la fécondation, s'allonge en développant de nouvelles feuilles, et finit par envelopper totalement le pied du sporogone, c'est-à-dire à former la vaginule.

Type des *Buxbaumia* (Pl. 14, fig. 75). — L'accrescence ne se borne plus ici à un ramuscule latéral, c'est la plante entière qui devient la vaginule du nouveau fruit. Pour cela, en même temps qu'il se développe en longueur, l'axe s'épaissit notablement en diamètre, et forme une sorte de bulbe nourricier destiné à suffire aux besoins du sporogone. Ce bourgeon vaginule, dont le volume l'emporte énormément sur celui de la plante florifère, continue à se pourvoir de poils radicaux qui favorisent sa végétation indépendante.

Comme il est naturel de s'y attendre, des formations mixtes

servent en quelque sorte de trait d'union entre les plantes précédentes prises comme termes de comparaison ; il suffira d'indiquer brièvement les plus saillantes. La vaginule des *Atrichum*, très voisine de celle des *Polytrichum*, tient aussi cependant de celle de l'*Hedwigia* par la base perforante du sporogone. Les *Cinclidotus*, *Funaria*, ont un pied pénétrant, qui, après avoir traversé de part en part le cylindre formé par le pédoncule de l'archégone, s'enfonce profondément dans la tige. Très proches encore des *Hedwigia* par leur soie perforante et leur réceptacle inactif, les Fontinales et les *Cryphæa* montrent des affinités incontestables avec les autres genres pleurocarpes par l'accrescence du rameau feuillé. Enfin le rameau vaginulaire de beaucoup d'Hypnacées résulte de l'accrescence combinée du réceptacle et de l'axe qui le supporte. Il présente même souvent une certaine tendance à s'isoler par la production de poils radicaux, et à se rapprocher ainsi, bien que d'assez loin, de la vaginule indépendante des Buxbaumiées.

L'union qui s'établit, par l'intermédiaire de la vaginule, entre le sporogone et l'organisme maternel, est généralement remarquable par sa solidité, et si, chez quelques espèces, la soudure, au début, est parfois nulle ou très faible, elle finit généralement par devenir intime. Ce dernier fait est particulièrement curieux à vérifier chez les *Campylopus*, où la chute du fruit encore jeune peut se produire spontanément par suite de la courbure exagérée de la soie fortement hygroscopique. Lorsque arrive le moment critique, si l'extrémité de l'opercule s'abaisse jusqu'à heurter un obstacle, il suffit de ce simple choc pour amener la séparation du sporogone. Si au contraire, par suite de la courbure moins prononcée, le choc n'a pas lieu, la soie reste incluse dans la vaginule, et finit même par contracter avec elle une adhérence qui permet la maturation des spores. Tous les autres exemples de fruits caducs rapportés par Schimper se rattachent à une autre cause. Ainsi dans les *Conomitrium*, *Bruchia*, *Voitia*, le phénomène n'est pas dû au relâchement de la vaginule, mais à une véritable rupture de la soie vers sa base. Il en est de même chez les

Sphaignes, où la fracture s'opère à des hauteurs diverses, soit à la base de l'urne, soit même dans le pseudopode qui supporte le fruit, mais où la vaginule conserve sa solidité jusqu'à la fin.

DES ENVELOPPES ANNEXES.

La corrélation de développement que la fécondation détermine entre l'archégone et quelques organes voisins de la plante mère se traduit par l'apparition de parties nouvelles ou par l'accrescence de parties déjà existantes. Comme aucun de ces phénomènes ne se produit en l'absence du fruit, et qu'ils ont pour effet de lui constituer une sorte d'enveloppe extérieure, il est impossible de séparer leur histoire de la sienne. Nous les étudierons successivement dans les axes et les appendices.

§ 1. — Axes fructifères accrescents.

L'axe fructifère des Muscinées, lorsqu'il est nettement différencié, peut se diviser en deux régions : le rameau proprement dit, qui se termine avec les dernières feuilles coronales, et son sommet généralement conique ou aplati, supportant immédiatement les archégones. C'est ce que l'on appelle le *réceptacle*.

A. *Accrescence du réceptacle.* — Nous avons constaté déjà plusieurs phénomènes de cette nature en étudiant la formation de l'épigone chez les Sphaignes et quelques Hépatiques, et celle de la vaginule dans beaucoup de vraies Mousses. Il ne nous reste à examiner ici que celles de ces accrescences qui concourent à former les enveloppes accessoires ou les annexes du fruit.

Le réceptacle peut se développer de deux façons très distinctes : *autour* du sac de l'épigone ou *au-dessous* de lui.

Le premier cas s'observe seulement dans la tribu naturelle des Géocalycées, parmi les Hépatiques. Le rameau fertile de ces plantes, horizontal et très court, se creuse en cuiller à son extrémité, et c'est au fond de cette petite cavité que l'ar-

chégone se dresse verticalement. Dès que l'oosphère a été fécondée, le réceptacle commence à devenir un centre actif de multiplications cellulaires, et à produire un sac ouvert au sommet entourant l'épigone (Pl. 13, fig. 65). Le caractère le plus curieux de cette formation tient à la direction de sa croissance. Au lieu de continuer à s'allonger dans le sens de l'axe qui le porte, le sac s'enfonce perpendiculairement au plan du support, et montre ainsi le seul exemple, sans doute, parmi les Muscinées, d'un axe doué d'un géotropisme franchement positif. Il reste ordinairement distinct de l'épigone, si ce n'est dans le genre *Geocalyx*, où une concrescence unit les deux enveloppes qui finalement se confondent en une seule.

L'accrescence du réceptacle *au-dessous* de l'épigone a pour effet de soulever la fructification au sommet d'un support qui simule un pédicelle. Cette sorte de faux pédoncule ou *pseudopode* est partout indiquée comme spéciale aux Andréacées et aux *Sphagnum;* on en retrouve cependant encore l'existence assez nette, quoique rudimentaire, dans la tribu des *Jubulées*, parmi les Hépatiques.

B. *Accrescence du rameau floral.* — Cette accrescence intéresse surtout la formation de la vaginule dans les Mousses pleurocarpes dont nous nous sommes occupés plus haut. Remarquons seulement ici combien elle reste distincte de celle du réceptacle, puisque l'allongement du rameau atteint son maximum dans les Cryphées, Fontinales et Buxbaumiées, où le réceptacle est inactif, et, par contre, elle manque dans les *Sphagnum* et *Andreæa*, où nous venons de voir l'autre excessif.

L'axe des Acrocarpes vivaces reste susceptible de se développer aussi après la fécondation, mais d'une façon tout inverse, en donnant naissance à une pousse latérale. Cette production, que Schimper appelle *innovation*, se rapporte au fruit futur, au lieu que l'accrescence du rameau des Pleurocarpes intéresse le fruit déjà formé; de plus, l'innovation se montre même au-dessous d'un archégone stérile, d'où l'antagonisme complet des deux phénomènes.

§ 2. — Des feuilles accrescentes.

A. *Du périchèse.* — Les appendices foliaires participent souvent aux mouvements d'accrescence qui s'opèrent autour de l'archégone fécondé : leur ensemble constitue le *périchèse*, et chacun d'eux est une feuille *périchétiale.* Cette notion n'est pas de tout point conforme à l'usage pratique que l'on fait de ce mot dans le langage descriptif, qui lui-même est loin d'être exactement fixé. La question de l'origine est communément laissée dans l'oubli, et pour plusieurs bryologues c'est la différence de forme ou de structure qui constitue le périchèse. D'autres au contraire, à l'exemple de Schimper, appellent ainsi indistinctement tout l'ensemble des feuilles qui entourent immédiatement le fruit (1). L'une et l'autre de ces notions présentent plusieurs inconvénients, outre qu'elles méconnaissent toutes les deux ce qu'il importe le plus de distinguer dans les feuilles périchétiales.

Si, en effet, on s'appuie sur la forme, on peut être fort embarrassé, dans bien des cas, pour décider s'il y a ou non un périchèse, et la conclusion pourra dépendre, pour une même espèce, de l'époque où sera faite l'observation. Il serait facile de multiplier les exemples. Un grand nombre de Pottiacées ont un périchèse d'abord très distinct par ses folioles plus petites que les coronales, mais finalement toute différence disparaît. Le contraire a lieu dans les *Zygodon*, où les feuilles périchétiales ne ressemblent aux autres qu'au début de leur évolution. Enfin, dans plusieurs *Grimmia*, les feuilles externes du périchèse atteignent seules une dimension comparable à celle de la tige, les autres demeurant plus petites.

La seconde définition a l'avantage de s'appliquer à des organes déterminés, bien qu'il soit difficile d'y établir une exacte délimitation ; mais son défaut capital est de désigner d'une même façon des feuilles qui n'ont aucun rapport dans des familles d'ailleurs très naturelles. Ainsi, dans le groupe

(1) *Syn. Musc. europ.*, p. 35.

des Polytrics, on appellerait périchétiales les folioles internes des *Polytrichum*, qui forment un périchèse partiellement accrescent; celles des *Atrichum*, qui représentent encore un périchèse, mais tout entier de formation récente; et enfin celles des *Pogonatum*, qui sont purement des feuilles coronales, puisque la fécondation ne modifie en rien leur structure.

Il n'est qu'un moyen d'éviter ces inconvénients, c'est de restreindre le terme de périchétiales aux feuilles qui naissent ou se modifient postérieurement à la fécondation. Pour celles qui étaient déjà différenciées, et qui conservent ultérieurement leurs caractères, elles doivent être plutôt comprises sous la dénomination de coronales et leur ensemble s'appeler, comme partout ailleurs, involucre. C'est sur un pareil critérium que repose la distinction des deux espèces d'enveloppes gamophylles, désignées parmi les Hépatiques sous les noms de périanthe et d'involucre; il y a donc lieu d'adopter pour les Mousses une terminologie semblable. Ainsi, pour l'appliquer à quelques exemples, nous dirons que les *Cinclidotus*, *Fissidens*, *Conomitrium*, *Pogonatum*, où l'involucre est bien distinct, n'ont pas de périchèse; que cet organe est tout entier de formation récente dans les *Hedwigia*, *Atrichum* et beaucoup d'Orthotrics; simplement accrescent dans les *Encalypta*, *Zygodon*, *Homalia;* enfin, que la plupart des Hypnacées et Grimmiacées possèdent à la fois l'un et l'autre de ces deux derniers modes de formation. Rien n'empêche ensuite de tenir compte des particularités de forme et de structure en indiquant que le périchèse est formé de folioles conformes aux feuilles de la tige (Pottiées, *Climacium*), hétéromorphes, obtuses (Fontinales), plissées (Orthotrics), membraneuses (*Polytrichum*), ciliées (*Hedwigia*), engaînantes (Dicranées, *Ceratodon*, etc.).

Les feuilles périchétiales, de même que celles de la tige, se succèdent en spirale régulière: il n'est pas étonnant que leur nombre absolu soit variable comme l'est en général celui des organes disposés en symétrie spiralée; les axes les plus vigoureux en produisent un plus grand nombre, et pour

chaque espèce on ne peut fixer que des limites. Il est remarquable toutefois que la plupart des périchèses sont formés d'un ou plusieurs cycles de trois feuilles chacun.

Il n'existe rien de particulier dans leur mode de développement, qui procède, comme dans les feuilles caulinaires, suivant deux marches successives et opposées. Les premières divisions sont apicilaires, et donnent lieu à un accroissement basifuge. Cette multiplication s'arrête bientôt après avoir formé le sommet de la future feuille. Un méristème qui se forme à la base achève de produire le reste de l'organe en direction basipète.

Le périchèse d'*Hedwigia ciliata* se prête entre tous à cette vérification par les découpures nombreuses de ses folioles, qui servent de points de repère pour suivre la marche de l'évolution.

B. *Du périanthe.* — On donne ce nom, chez les Hépatiques, à l'enveloppe gamophylle qui correspond exactement au périchèse des Mousses. Il se distingue donc surtout de l'involucre par son apparition tardive. Mais son développement d'ailleurs est très rapide, et commence autour de l'inflorescence, dès que le premier archégone est arrivé à l'état adulte. Bien plus, il se continue même dans le cas où l'archégone vient à avorter ; aussi n'est-il pas rare de le trouver bien conformé sur les rameaux stériles de *Lejeunia*, *Madotheca*, etc.

Ce périanthe (appelé *colésule* par Dumortier), arrivé à son complet développement, constitue une sorte de sac ouvert et souvent découpé à son sommet, à parois riches en chlorophylle jusqu'à la fin, et réduites ordinairement à une seule assise cellulaire. Il forme l'enveloppe générale de l'inflorescence chez la plupart des Jungermanniacées, et ne manque que dans les tribus où l'épigone provient de l'accrescence du réceptacle.

Les autres familles d'Hépatiques en sont dépourvues, ou bien si quelques genres voisins des *Marchantia* possèdent un organe analogue, il diffère de celui des Jungermannes en ce qu'il sert d'enveloppe spéciale à chaque archégone, au lieu de protéger l'inflorescence entière.

Sa nature foliaire est incontestable, et ressort clairement du mode de développement. Les genres qui, comme *Lophocolea*, présentent des découpures à son orifice, sont surtout favorables à cette observation. Car on voit d'abord apparaître de véritables feuilles périchétiales de formation récente en nombre égal à celui des lobes terminaux ; puis ces folioles isolées se trouvent soulevées, postérieurement à leur apparition, par le développement simultané des tissus inférieurs, d'une façon qui rappelle absolument l'organogénie des corolles gamopétales.

C. *Des paraphyses.* — Il est peu d'études qui montrent mieux que celle des paraphyses la difficulté ou, pour mieux dire, l'impossibilité d'être exactement fixé sur la valeur morphologique des organes appendiculaires chez les Muscinées. On s'accorde généralement à reconnaître dans ces petits filaments de simples poils accompagnant les organes reproducteurs. Cependant il semble que leur nature foliaire est plus probable, et c'est pour cela que nous les rapprochons ici des feuilles périchétiales.

Il est incontestable que par leur distribution sur l'inflorescence et par leur aspect extérieur, les paraphyses sont intermédiaires aux feuilles et aux poils, et qu'elles semblent même au premier aspect plus rapprochées de ces derniers. Toutefois, si nous cherchons les passages qui peuvent les rattacher à ces organes voisins, nous n'en trouvons de bien nets que du côté des feuilles. Ces transitions, très fréquentes et bien connues dans les inflorescences mâles discoïdes, se retrouvent aussi, mais plus rares, sur les rameaux femelles. Ceux des *Meesia*, *Paludella*, en offrent des exemples encore très clairs; un des plus frappants est fourni par ceux du *Leptodon Smithii* (Pl. 14, fig. 77 et 78). On chercherait vainement rien de semblable entre les paraphyses et les vrais poils qui restent parfaitement distincts, même lorsqu'ils sont entremêlés ou contigus (*Polytrichum*, *Orthotrichum stramineum*).

Outre cette première raison d'analogie, il existe deux autres moyens de preuve que les partisans de l'opinion contraire ont essayé de détourner à l'appui de leur idée. « Les paraphysese

suivant Schimper, naissent à la manière des poils radicaux, de cellules qui se détachent de la tige et se multiplient par division. Cette division suit la norme de l'accroissement des filaments proembryonnaires (1). » Or cette croissance du protonema exclusivement terminale est exposée plus haut par le même auteur avec une netteté remarquable et formulée même avec la précision des symboles mathématiques. Par malheur, cette exposition ne convient pas à exprimer l'accroissement de toutes les paraphyses. Quelques-unes se développent au contraire suivant le mode qui s'observe dans les feuilles, montrant d'abord un accroissement terminal limité, puis une croissance basilaire en sens inverse. Suivons le phénomène, comme exemple, dans le *Leptodon Smithii*. La cellule primaire donne naissance à deux cellules aptes également à se diviser; cette division intercalaire et terminale à la fois se répète encore à deux ou trois reprises et se limite à la production d'environ huit à douze cellules. L'accroissement terminal est alors définitivement éteint, et fait place au développement basipète qui produit tout l'allongement normal de la paraphyse (fig. 76).

L'erreur de Schimper vient sans doute de ce que la plupart des paraphyses sont beaucoup plus vite arrêtées dans leur croissance ; la multiplication basilaire se réduit à quelques cellules, mais il est rare qu'elle fasse totalement défaut.

Le même auteur invoque encore la position des paraphyses sur l'axe, pour contester leur nature foliaire.

« Filamenta hæc ab aliis botanicis pro nectariis, ab aliis pro » foliorum abortivorum rudimentis, vel pro radicularum » initiis habentur ; sed haud patet quo jure, quum nec indo- » lem et naturam nectariorum, nec dissepimenta obliqua » radicularum, *nec denique dispositionem foliorum regularem* » exhibeant; paraphyses sunt, ut Hedwigius ea justissime » vocat, i. e. producta accessoria quæ in plantis, quas perfec- » tiores dicunt, nulla analoga habent (2). »

(1) *Recherches sur les Mousses*, p. 52.
(2) Schimper, *Syn. Musc. europ.*, p. XIII.

La citation complète nous révèle pleinement la pensée de l'auteur : il ressort des dernières lignes que par leur nature morphologique les paraphyses ne correspondent *exactement* à aucun des organes appendiculaires, tels qu'on est habitué à les trouver chez les végétaux supérieurs. Cette manière de voir est parfaitement exacte; toutefois, malgré les anomalies qui leur constituent en quelque sorte un rang à part, les paraphyses gardent encore avec les feuilles une analogie que ne détruit pas, autant que le dit Schimper, l'étude attentive de leur disposition sur l'axe.

Il est hors de doute que, considérées isolément, elles n'occupent pas une place régulière dans une série spiralée quelconque; mais de ce fait on peut conclure seulement que chacune d'elles ne représente pas une feuille entière. Il n'en est pas autrement des paraphyllies, si abondantes chez plusieurs Leskéacées et Hypnacées; néanmoins la nature foliaire de ces organes accessoires n'est contestée par personne. Il n'y a pas lieu d'appliquer l'argument aux unes plutôt qu'aux autres. Bien plus, si l'on examine attentivement l'origine des paraphyses, sur les points de l'axe où elles sont entremêlées aux vraies feuilles, il ressort clairement qu'elles sont formées par dédoublement de ces dernières. Ce sont des rangées de cellules parallèles à celles du limbe, se développant concurremment avec lui, distribuées enfin très exactement au même niveau et de chaque côté, de sorte qu'elles n'en sont séparées, pour ainsi dire, que physiquement. Dans les Polytrics, quelques-unes semblent en outre provenir du dédoublement des lamelles supérieures de la feuille. La forme des cellules diffère en raison de leur croissance isolée, et il n'y a pas lieu de s'en étonner; toutefois il existe encore dans bien des cas assez de ressemblance pour frapper l'observateur attentif. Les paraphyses du réceptacle possèdent une structure un peu différente, comme on voit souvent les bractées d'une inflorescence contraster avec les feuilles de la tige.

Il faut avouer cependant que la valeur morphologique des paraphyses reste très obscure, et si quelques-unes d'entre elles

manifestent nettement leur nature foliaire, il en est d'autres où cette assimilation est impossible à établir, par exemple dans les *Sphagnum*. Cet organe n'est pas le seul des Muscinées qui échappe aux classifications morphologiques généralement admises, et son homologie n'est pas plus douteuse que celle du protonema, considéré tour à tour comme racines, comme poils, et qui présente le plus souvent le caractère du thalle d'Algues filamenteuses. Il n'y a aucun intérêt, du reste, à se prononcer sur ces organes mal différenciés.

La structure des paraphyses n'a pas toujours été parfaitement décrite : on connaît bien leur variété de formes dans les inflorescences mâles, mais on admet généralement leur complète uniformité dans les fleurs femelles. Il y a de très nombreuses exceptions. Ordinairement simples, elles se montrent accidentellement rameuses (*Pylaisœa*); souvent linéaires, elles s'épaississent en massue chez beaucoup de Bryacées. Elles sont hétéromorphes dans les *Hedwigia*, *Anomodon viticulosus*, où les grandes atteignent le double du diamètre des petites ; dans les Méesiées, où les unes, très raccourcies, sont en outre claviformes et légèrement accrescentes. Elles forment un filament qui s'élargit en lame foliaire au sommet (*Paludella*) ; cet élargissement peut se produire, puis cesser alternativement dans le cours du développement en longueur, de sorte que le filament complet est formé par une succession de rangées simples et de rangées multiples de cellules (*Leptodon*, *Andreœa*).

Leur rôle physiologique est certainement de nourrir le jeune sporogone pendant la première période de son évolution. Pour preuve, on peut observer ces filaments à l'époque de la fécondation : leurs cellules, jusqu'alors gorgées de matières plasmiques, se vident avec la plus grande rapidité aussitôt après la formation de l'œuf. Si la plupart persistent avec leur forme, grâce à la rigidité de leur membrane enveloppe, quelques-unes plus minces disparaissent bientôt par résorption totale. C'est ce que Schimper avait déjà bien observé chez les *Sphagnum*.

Il est facile de vérifier un phénomène analogue dans les genres *Pellia*, *Sphærocarpus*, où la caducité de ces petits or-

ganes les avait seule fait méconnaître jusqu'ici. On ne peut plus dès lors répéter avec les auteurs, que les paraphyses font défaut à toute la série des Hépatiques, ni citer comme unique exception à la règle le *Marchantia polymorpha*, où leur existence était depuis longtemps reconnue.

APPLICATION A LA CLASSIFICATION DES MUSCINÉES.

La classification d'un groupe quelconque de végétaux ne peut être fondée que sur la connaissance complète de leur organisation ; c'est assez dire qu'elle ne se dégage que péniblement d'une série d'ébauches successives, à mesure que les détails de la structure et du développement se révèlent à l'observation. Si, pour atteindre ce but, il ne faut négliger aucun des documents qui s'y rapportent, à plus forte raison doit-on tenir compte, avant tous les autres, des caractères que leur importance place au premier rang.

De nos jours la classification des Muscinées a été l'objet de travaux nombreux et importants, mais où perce la tendance de plus en plus accentuée à attribuer une valeur prédominante aux particularités présentées par l'appareil végétatif. Sans contester la commodité pratique de cette méthode, on peut affirmer toutefois que l'archégone et la fructification qui en résulte étant des organes essentiels, l'examen de leurs principales modifications doit fournir des bases plus solides pour la coordination systématique de ces plantes.

Nous essayerons ici de signaler quelques rapprochements qui nous semblent justes, sans avoir la prétention de donner ces résultats comme définitifs, d'abord parce qu'ils sont établis au point de vue un peu exclusif de l'appareil fructifère, mais surtout parce qu'ils ne s'appuient que sur l'observation des espèces indigènes.

CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES MUSCINÉES.

Dès l'origine l'organe femelle des Muscinées, par son mode de développement et d'insertion, se sépare nettement de ceux qui remplissent une fonction analogue dans les groupes voisins; nous n'avons pas à revenir ici sur les faits qui nous ont servi à combattre leur fausse homologie. Suivons l'organe dans son évolution ultérieure, et nous verrons que l'appareil fructifère diffère absolument de celui des autres Cryptogames.

Nous grouperons les faits examinés autour de deux idées générales :

1° Le produit immédiat de la fécondation chez les Muscinées est un *fruit* et non pas un individu distinct formant génération alternante avec la plante mère.

2° Entre ce fruit et l'organisme maternel il existe un parallélisme complet sous le rapport de la perfection organique.

I. — Chez les végétaux inférieurs, le rôle de l'organe femelle se termine à la fécondation ; s'il continue parfois après la formation de l'œuf à lui servir d'enveloppe, c'est passivement, et sans devenir le siège de modifications ultérieures jusqu'à sa dissolution finale. Spécialement chez les Vasculaires, l'adhérence des enveloppes avec l'embryon ne fait que décroître continuellement à partir de la fécondation, pour cesser peu après ; la jeune plante se suffit dès lors à elle-même, et n'offre plus trace de l'organisme éphémère qui l'a nourrie.

Dans les Muscinées seulement, la paroi de l'archégone, unie à l'oosphère par une communauté d'origine, ne cesse de fortifier la connexion organique qui les rattache. Loin de s'en séparer jamais, elle prend un accroissement corrélatif et se soude indissolublement avec le sporogone. Il résulte de cette union un organe tout spécial et bien délimité, bien qu'à sa formation les tissus de la plante mère prennent une part souvent égale à celle de l'œuf fécondé.

Comment convient-il de considérer cet ensemble? Est-ce tout simplement le fruit de la Mousse, comme les bryologues

l'ont constamment appelé, ou doit-on y voir le terme d'une génération alternante? Nous croyons que l'ancienne opinion est l'expression de la vérité, et que, pour s'en convaincre, il suffit de suivre attentivement toute la série du développement.

Malgré l'homologie incontestable des oosphères, leur évolution présente les plus grandes variations dans la série des végétaux. La fécondation, en créant au sein de ces cellules privilégiées un nouveau centre végétatif, leur imprime suivant les cas une direction tout opposée. Dans la plupart des Thallophytes, cet œuf est directement une spore; dans les Floridées, il produit un rameau sporigène; dans les Vasculaires, il devient une plante véritable; dans les Gymnospermes, il se change en un ou plusieurs embryons. Une telle diversité n'a rien qui nous oblige à conclure par analogie que le produit immédiat de l'acte sexuel est un individu.

Si nous lui accordons ce titre chez les Vasculaires, c'est que nous voyons le nouvel embryon se munir rapidement des organes essentiels qui lui serviront plus tard à mener une vie indépendante. Dès ses premières divisions cellulaires il présente, outre l'organe provisoire de fixation et en direction angulaire avec lui, deux sommets végétatifs, l'un qui produira la tige, l'autre la principale racine. Toute la croissance chez les Muscinées se concentre au contraire en un seul point diamétralement opposé à celui qui doit le rattacher indissolublement à la plante mère. Il n'existe proprement ici ni racine ni tige, et parfois même toute croissance terminale disparaît, lorsque chez les Hépatiques inférieures, telles que les *Riccia*, les premiers cloisonnements de l'œuf se font en direction trirectangulaire, et s'arrêtent après avoir donné naissance à un simple sac sporangial. Rien ne justifie donc le titre d'individu donné au sporogone, puisqu'il n'en possède, même à l'état rudimentaire, aucun des organes nécessaires.

Il n'en acquiert pas davantage et à aucune époque la vie indépendante. Sans doute on trouve dans la nature des parasites fort nombreux, mais il ne s'en trouve aucun assez dégradé pour ne posséder, au moins à quelque instant de son

existence, une sorte d'autonomie, ou du moins qui ne tende par quelques-unes de ses fonctions à manifester son activité propre. Le sporogone des Mousses n'offre rien de semblable : dans les cas les plus simples, il reste inclus jusqu'à la fin dans le rameau archégonial dont il forme l'axe. Lors même qu'il se dégage de l'intérieur des tissus de la plante mère, loin de chercher à s'en isoler complètement, son adhérence devient chaque jour plus intime, d'autant que l'espèce est elle-même plus élevée, si intime que le rameau fructifère tend parfois à se séparer de la tige principale plutôt que du sporogone qu'il doit nourrir. Le sporogone, dont l'existence reste absolument subordonnée à celle du rameau nourricier, est donc dépourvu d'individualité.

Enfin partout où apparaît dans la série végétale un nouvel individu issu de génération sexuée, on remarque dans sa direction d'accroissement un changement complet qui contraste avec celle de la plante mère. La radicule des Phanérogames pointe constamment vers le micropyle, qui représente le sommet théorique de l'ovule ; l'axe embryonnaire des Cryptogames vasculaires se développe dans un plan différent de celui du prothalle. Seul le sporogone, s'il constituait une individualité distincte, ferait exception à cette loi ; mais la continuité de sa croissance, avec celle du rameau qui le porte, montre plutôt qu'il n'en est que le prolongement et la terminaison naturelle.

On ne peut invoquer à l'appui de l'individualité du sporogone ce fait qu'il subit immédiatement l'influence de l'hybridité dans les cas de fécondation croisée, car on sait que de pareils exemples ne sont pas rares chez les Phanérogames, où l'action d'un pollen étranger se manifeste, non seulement sur l'organisme embryonnaire, mais encore sur les enveloppes du fruit.

Le terme usité chez les végétaux supérieurs nous paraît aussi le meilleur pour désigner ce produit complexe où l'on retrouve simultanément associés à la fois le produit immédiat de l'œuf fécondé et des parties issues de la plante mère, doués

d'un accroissement corrélatif et constituant d'ailleurs un tout bien défini. Pour exprimer, en un mot, cet ensemble de caractères physiologiques, nous dirons que les Muscinées seules entre toutes les Cryptogames ont un *fruit* d'origine *sexuée*, produisant par différenciation interne de ses tissus des spores d'origine *endogène*.

II. — La comparaison que l'on peut établir entre le sporogone des Muscinées et la plante mère permet de dégager un autre caractère propre à ce groupe des Cryptogames supérieures, et consistant en ce que le degré de perfection de l'un et de l'autre organisme suit une progression dans le même sens. Tout vague que soit ce critérium, comme tout ce qui repose sur une simple vue d'ensemble, il doit trouver place ici, par la raison qu'on a récemment émis des propositions tout opposées, tendant à insinuer l'existence d'une sorte de balancement organique entre l'appareil végétatif et celui qui provient de l'œuf fécondé.

La seule plante, entre toutes les Muscinées, qui soit susceptible de donner le change sur ce point, est l'*Anthoceros*. Il ne sera pas inutile peut-être de suivre sur le terrain même qu'ils veulent bien choisir la pensée des auteurs dont nous combattons la théorie, et de considérer un instant cette plante étrange qui se place en quelque sorte à la bifurcation des deux branches supérieures de Cryptogames.

Si l'on voulait établir le parallèle complet entre les Fougères et les *Anthoceros*, il faudrait rappeler nécessairement une foule de caractères généraux examinés autre part, puisque cette dernière plante, comme toutes les Muscinées, diffère absolument des Vasculaires par la nature de son archégone et le développement de son fruit. Tel n'est pas notre but : il s'agit seulement de relever des différences d'un autre ordre, accessoires sans doute, mais instructives encore, et d'autant plus qu'elles ont pour objet une plante se rapprochant davantage de celles dont elle doit soutenir la comparaison.

Bien qu'entre organes aussi peu différenciés que des thalles il existe en somme plus de points de ressemblance que

de différences tranchées, celles qui s'observent entre le thalle des *Anthoceros* et le prothalle des Fougères ne manquent pas d'importance. 1° Si l'on considère les éléments anatomiques, on voit que partout chez les Vasculaires, en y comprenant la végétation prothallienne, la chlorophylle se localise au sein du protoplasma sous forme de grains figurés et nombreux dans chaque cellule. Elle se présente constamment à l'état diffus dans les cellules des *Anthoceros*, qu'elle remplit totalement dans le jeune âge, pour se condenser ensuite tantôt en une masse ellipsoïde ou fusiforme, tantôt en une lame repliée irrégulièrement sur les bords. 2° Le thalle absolument homogène des *Anthoceros* est loin d'avoir l'avantage sur les prothalles de Fougères, au point de vue de la différenciation externe, car ces derniers montrent une localisation très nette des organes femelles sur des coussinets spéciaux que leur épaisseur et leur position rendent très distincts de la région marginale mâle ou stérile.

En somme, le système végétatif des *Anthoceros* doit être placé, même comparé aux prothalles, au dernier rang d'imperfection. Ce fait, on le voit, est loin de cadrer avec les vues théoriques de ceux qui tiennent que la complication progressive de l'appareil végétatif est corrélative à un état rudimentaire du sporogone. Dans les *Anthoceros* la sexualité reste tardive, et nonobstant le thalle n'a pas évolué ; ses organes végétatifs autant que son sporogone révèlent un état de dégradation complète.

Les *Anthoceros* ne sont pas les seules Mucinées qui échappent à ce prétendu balancement organique : on peut dire, au contraire, de toutes ces plantes sans exception, qu'elles se montrent soumises à une loi opposée. Bien loin que le développement végétatif de la plante sexuée nuise à la perfection du sporogone, on voit plutôt l'un et l'autre s'élever progressivement en direction parallèle. Les Hépatiques inférieures, telles que les *Riccia*, ont un appareil végétatif rudimentaire, leur sporogone est aussi de la plus grande simplicité ; tandis que plus haut dans l'échelle des Mousses, parmi les Polytrics,

par exemple, la merveilleuse complication du fruit rivalise avec la variété des tissus de la tige et des feuilles. Non seulement la perfection anatomique, mais l'importance en volume suit la même progression. Alors que les Mousses les plus élevées, celles, par conséquent, qui, dans l'idée de l'évolution, s'éloignent le plus des Fougères, devraient montrer une prédominance excessive de l'appareil végétatif sur le sporogone, on observe dans le sens contraire une disproportion étonnante. Pour ne citer que les Buxbaumiées, Mousses excentriques et compliquées entre toutes, les organes végétatifs disparaissent presque à l'œil nu, et la plante adulte se révèle surtout par sa volumineuse fructification.

A vrai dire, la loi précédente, formulée depuis longtemps par J. G. Agardh (*Theor. syst. plant.*), n'est exacte que dans les limites où l'appliquait le savant Suédois, c'est-à-dire aux plantes vasculaires, mais elle y est remarquablement frappante. Si l'on suit la série complète, depuis les Fougères ou les Prêles jusqu'aux Gymnospermes, on assiste à une réduction successive du prothalle et à un perfectionnement toujours croissant de la plante. Cette loi montre bien l'étroite liaison des Phanérogames et des Cryptogames vasculaires, mais elle fait ressortir d'un autre côté l'interruption entre ces dernières et les Muscinées, intervalle dont rien jusqu'ici n'a pu combler la distance.

En résumé, nous pouvons conclure en disant que :

1° Les Muscinées sont les seules Cryptogames supérieures pourvues d'un *archégone* dans le sens strict et étymologique du mot.

2° Les seules qui produisent un *fruit* d'origine sexuée donnant par différenciation de ses tissus des spores d'origine endogène.

3° Les seules enfin où l'on ne remarque pas de balancement organique entre le système végétatif et l'organe reproducteur.

DIVISIONS GÉNÉRALES DES MUSCINÉES.

Entre tous les systèmes proposés pour établir les principaux groupes de Muscinées, il en est un que son ancienneté et l'assentiment presque général placent au premier rang. C'est la division si naturelle en deux classes : Mousses et Hépatiques. Quelques auteurs toutefois ont émis la pensée d'élever au même rang une troisième classe démembrée des premières, et comprenant pour les uns les Sphaignes, pour les autres les *Anthoceros*.

L'idée de former pour le genre *Sphagnum* une division du premier ordre parmi les Muscinées, exprimée d'abord par Schimper comme conclusion de sa remarquable monographie de ces plantes (1), se trouve abandonnée dans le dernier ouvrage de l'illustre bryologue, qui leur restitue, avec raison, la place qui leur convient parmi les Mousses. Il ne semble donc pas utile d'insister beaucoup pour réfuter une manière de voir délaissée par son auteur même ; toutefois, comme cette opinion est restée celle d'un grand nombre de botanistes, il importe de montrer le peu de raisons qui l'appuie.

Il est certain que, de toutes les Mousses, les Sphaignes représentent le type le plus excentrique, et qu'elles se rapprochent même des Hépatiques, surtout par la différenciation imparfaite de leur sporange. Ce caractère, malgré sa haute importance, ne peut suffire à fonder une division du premier ordre parmi les Muscinées, puisque d'ailleurs il n'est pas opposé dans les deux classes : on sait que les Hépatiques inférieures se rapprochent des Mousses par l'absence complète de cellules stériles entremêlées aux spores. D'autre part tous les autres caractères des Sphaignes les rattachent aux Mousses, et de ce côté les transitions sont ménagées par l'intermédiaire des *Andreæa* et des *Archidium*. Beaucoup même des traits qui semblent au premier abord constituer une organisation

(1) *Hist. naturelle des Sphaignes*, p. 13.

spéciale, et faire de ce genre un groupe entièrement isolé, lui sont effectivement communs avec plusieurs autres et tous de la classe des Mousses. Ainsi la structure anormale des feuilles composées de cellules, les unes vides, les autres pourvues de chlorophylle, se retrouve dans les *Leucobryum;* la tige, avec son revêtement cortical de cellules vides et non épaissies, n'est pas sans analogie avec celle des *Philonotis*, ou le rhizome des Polytrics. Il partage avec le genre *Andreæa* la présence d'un pseudopode, d'un sac sporangial en forme de dôme, et d'une columelle interrompue au-dessous du sommet de l'urne; avec l'*Archidium*, une coiffe très mince à déchirure irrégulière, une vaginule courte et massive; avec les *Tetraphis*, un prothalle parfois lamelleux; avec la plupart des Mousses, la déhiscence operculaire du sporogone; avec toutes, enfin, un ensemble de caractères tirés du développement de l'archégone et du mode de rupture de la coiffe qui servent à établir la diagnose générale de cette classe.

Les Sphaignes rentrent donc incontestablement dans la classe des Mousses, tout en montrant certaines affinités avec les Hépatiques.

Les raisons qui déterminent M. de Janczewski à réclamer pour les *Anthoceros* une place distincte sont de tout autre importance. Dans l'opinion de ce botaniste, cette famille s'écarte autant des Hépatiques, avec lesquelles on l'a jusqu'ici rangée, que celles-ci des Mousses, et doit en conséquence former une troisième classe égale aux deux autres.

Malgré la valeur des motifs qui semblent autoriser cette distribution systématique, nous ne saurions y voir l'expression exacte des relations naturelles de ces plantes. D'un côté, les *Anthoceros*, considérés surtout au point de vue de la structure de leur archégone, diffèrent, non pas autant, mais assurément plus de l'ensemble des Muscinées que les Mousses ne diffèrent des Hépatiques. D'autre part il est incontestable qu'une affinité plus étroite, indiquée par des formes de transition, les rattache à ces dernières. Pour ces deux raisons, une division en trois classes d'*égale* valeur nous semble peu con-

forme aux vrais principes de la classification naturelle.

Il en est un peu de ce groupe paradoxal comme de celui des Gymnospermes dans ses relations avec les classes de Phanérogames. Malgré les traits d'organisation qui les rapprochent des Dicotylédones, on est obligé de les en séparer, pour attribuer aux caractères différentiels l'importance convenable. Or, de même que l'on s'accorde à y voir une division supérieure opposée à celle des Angiospermes, de même doit-on considérer les Anthocères comme un groupe spécial de Muscinées très dégradées, dont on peut résumer les principales différences dans le tableau suivant :

ANTHOCÈRES. *Muscinées imparfaites.*	*Vraies Muscinées.*
1° Sac archégonial non différencié du tissu du thalle.	Sac archégonial toujours différencié et distinct.
2° Archégone dépourvu de cellule operculaire.	Archégone clos dès l'origine par une cellule operculaire.
3° Cellules du thalle renfermant chacune un seul chromatophore de forme irrégulière.	Thalle ou tige feuillée à chlorophylle figurée sous forme de grains.
4° Évolution du sporange suivant une marche basipète; maturation des spores successives.	Phénomènes de la différenciation et de la maturation des spores simultanés dans tout le sporange.

Une fois séparées ainsi de leurs congénères imparfaites, les vraies Muscinées se prêtent tout naturellement à la division en deux classes. Toutefois, si l'on essaye de soumettre à la critique les divers caractères qui servent d'ordinaire à établir les deux séries des Mousses et des Hépatiques, on s'aperçoit que la plupart manquent d'exactitude, et perdent de leur valeur en raison des nombreuses exceptions qu'ils admettent. Les seuls vraiment importants et dominateurs se rapportent au développement du fruit. Ainsi les Mousses se distinguent essentiellement par la présence d'une véritable *coiffe*, résultant de la rupture circulaire de l'épigone. Ce n'est que par un étrange abus des termes qu'on a pu attribuer cet organe aux Hépatiques, où l'enveloppe du sporogone demeure entière jusqu'à

la maturité des spores, et ne se rompt jamais définitivement en parties distinctes.

En résumé, les divisions primordiales des Muscinées, établies sur l'étude de l'archégone, doivent se subordonner ainsi :

Muscinées imparfaites, pas de cellule operculaire............. *Anthocères.*
Muscinées parfaites.
Pas de coiffe ; cellule operculaire inactive.................. *Hépatiques.*
Une coiffe ; cellule operculaire à croissance terminale....... *Mousses.*

CLASSIFICATION DES HÉPATIQUES.

Les botanistes sont loin de s'accorder sur le nombre et la délimitation des familles naturelles dans cette classe. Outre les trois généralement admises, Ricciées, Marchantiées, Jungermanniées, Bischoff (1) et Dumortier (2) distinguent encore les Targioniées démembrées des Marchantiées.

Lindberg (3) et Leitgeb (4) verraient volontiers dans les Ricciées des formes inférieures appartenant aux ordres précédents.

La confusion est plus grande encore, si l'on considère les relations assignées par les auteurs à ces divers groupes et compliquées surtout par l'interposition malheureuse des *Anthoceros*.

Cependant un ensemble de caractères importants fait tout d'abord ressortir, il semble, avec la plus grande évidence, deux séries qui méritent le titre d'ordres. Le tableau suivant résumera les divergences tirées de divers points de l'organisation et destinées à corroborer cette division primordiale.

1er ordre. — Jungermannioïdées.	2e ordre. — Marchantioïdées.
1° Col de l'archégone formé de cinq rangées de cellules.	Col de l'archégone formé de six rangées de cellules.
2° Cellule inférieure de l'œuf segmenté restant inactive.	Cellule inférieure de l'œuf segmenté contribuant à former une part importante du sporogone.

(1) *Bemerkungen über die Lebermoose.*
(2) *Hepaticæ Europ. post semi-secul. recensitæ*, 1874.
(3) *Musci Scandinav. sec. nov. meth. natural. dispositi.*
(4) *Untersuch. über die Leberm.* Heft 4 : *Die Riccieen.*



3° Tige feuillée ou thalle sans épiderme distinct, marquant de nombreuses transitions vers le type foliacé.	Tige thalloïde à épiderme toujours distinct, sans tendance à passer au type foliacé.
4° Poils radicaux tous lisses intérieurement.	Poils radicaux hérissés intérieurement (au moins la plupart).

Si l'on voulait placer les *Anthoceros* parmi les Hépatiques, on éprouverait un véritable embarras à les rattacher, soit à l'une, soit à l'autre des deux séries précédentes. En effet, elles se rapprochent bien par leur appareil végétatif des Jungermannes thalloïdes, mais elles s'en éloignent par le développement de la cellule inférieure de l'œuf destinée à fournir le pied entier du sporogone. Cette raison s'ajoute aux précédentes pour motiver leur place hors du groupe des Hépatiques proprement dites.

L'ordre des Marchantioïdées renferme à la fois les Marchantiées et les Ricciées des auteurs. Remarquons cependant que certains types rattachés communément à cette dernière famille doivent rentrer plutôt dans les Jungermannioïdées. Ainsi les *Sphærocarpus*, qui ont un thalle sans épiderme, des poils radicaux lisses, et cinq rangées de cellules au col de l'archégone.

Cet ordre se laisse distribuer très naturellement en trois familles :

MARCHANTIOIDÉES.

Schizocarpes, munies d'élatères. Archégones insérés................	sur une portion différenciée du thalle..	*Marchantiées.*
	à l'extrémité du thalle qu'elles déterminent........	*Targioniées.*
Cléistocarpes, sans élatères. Inflorescence dorsale indéfinie...		*Ricciées.*

La série des Jungermannes présente des difficultés spéciales de classification en raison des types nombreux et très ressemblants qu'elle renferme. Elle a donné lieu aux modes de distribution les plus contradictoires, parmi lesquels on remarque surtout ceux de Dumortier et de Nees d'Esenbeck.

Dans l'idée de Dumortier, les caractères dominateurs doivent être fournis par l'organisation du fruit; malheureusement

ceux qu'il a proposés sont loin d'être choisis parmi les plus importants. J.-B. Jack a montré (1) le peu de fond qu'il faut faire de la division plus ou moins profonde des valves du sporange, de la persistance des élatères, pour établir les grandes divisions de la famille.

Nees d'Esenbeck s'attache surtout à l'appareil végétatif, qui possède effectivement une importance considérable dans cette famille, la première dans le règne végétal où la différenciation des tiges feuillées se dégage par une suite d'ébauches successives de la série des formes thalloïdes. Ce qui ajoute de la valeur à cette division, c'est qu'elle correspond d'une manière assez frappante à celle tirée de l'insertion terminale ou latérale des archégones.

Leitgeb a même proposé de substituer les termes d'Acrogynes et Anacrogynes à ceux de Foliacées et de Frondescentes. Nous croyons cependant qu'au point de vue pratique, et même à celui de l'exactitude, il y a tout avantage à garder l'ancienne terminologie.

Cette concession faite au système de Nees d'Esenbeck, nous ne saurions voir une division naturelle dans celle qu'il essaye d'établir sur l'insertion des feuilles, du moins avec l'importance qu'il lui attribue. Outre que cette distinction manque parfois de netteté, il suffit, pour toucher du doigt son défaut, de remarquer qu'elle scinde arbitrairement un des groupes les mieux définis, les Saccogynées de Dumortier, dont le genre *Calypogeia* se trouve éloigné des autres uniquement pour ses feuilles incombantes. Ce caractère, tout avantageux qu'il puisse être dans la pratique, doit donc céder la place à un autre plus important, que nous croyons pouvoir tirer de l'accrescence du réceptacle. En effet ce développement se fait suivant plusieurs modes très distincts, tantôt *autour*, tantôt *au-dessous* du sac de l'archégone, et a l'avantage de laisser des marques significatives, même après qu'il est entièrement terminé.

En combinant ces caractères développés plus haut avec ceux tirés de la différenciation de l'appareil végétatif, on ob-

(1) *Bot. Zeit.*, 1877, p. 49.

tient huit divisions secondaires qui ont l'avantage de ne briser aucune affinité véritable :

JUNGERMANNIACÉES.

	FOLIACÉES.	FRONDESCENTES.
Réceptacle légèrement accrescent au-dessous du fruit entier, sous forme de pseudopode; pied du sporogone non perforant ; un périanthe	*Jubulées.*	*Sphærocarpéés* (1).
Réceptacle non accrescent. Pied du sporogone perforant; un périanthe libre.............	*Platyphyllées.* *Trichomanoïdées.* *Ptilidiées.* *Jungermanniées.*	*Codoniées.* *Dilénées.*
périanthe soudé à l'involucre.	*Gymnomitriées.*	
Réceptacle accrescent *au-dessous* des parois de l'archégone et concourant avec lui à la formation de l'épigone. Périanthe nul.....	*Tricholées.* *Cœlocaulées.*	*Haplolénées.* *Aneurées.* *Metzgeriées.*
Réceptacle accrescent à la fois *au-dessous* des parois de l'archégone et *autour* de lui, donnant naissance à un *perigynium*.....	*Géocalycées.*	*Blasiées.*

On remarquera que les tribus qui figurent dans ce tableau ne diffèrent de celles du *Synopsis Hepaticarum* qu'en trois points :

1° Les Géocalycées, prises ici avec l'extension que Dumortier donne à ses Saccogynées, comprennent le genre *Calypogeia* réuni à tort aux Trichomanoïdées pour le caractère très superficiel de ses feuilles incombantes.

2° Les Ptilidiées du *Synopsis* sont scindées ici en deux groupes, les Ptilidiées proprement dites, pourvues d'un périanthe, et les Tricholées, comprenant les genres *Tricholea* Dum. et *Polyotus* Nees, qui se distinguent des premières par l'absence de cet organe et par le mode tout différent d'accrescence du réceptacle.

3° Les Blasiées, formées par le seul genre *Blasia*, doivent

(1) Les Sphærocarpées diffèrent évidemment de toutes les autres par l'absence d'élatères et d'indéhiscence du sporange. Toutefois, sous ce dernier rapport, la transition est marquée par les Codoniées, où la déhiscence est incomplète.

sortir de la tribu des Haplolénées, dont elles diffèrent manifestement.

Une fois établies ces divisions secondaires, si l'on considère que la plupart d'entre elles, dans la série des Jungermannes foliacées, comprennent à la fois des genres à feuilles succubes et d'autres à feuilles incombantes, on peut commodément diviser les tribus d'après ce caractère de troisième ordre. On utiliserait au même titre ceux fournis par l'insertion, le nombre des spires et la direction des élatères, par la forme du périanthe et de l'épigone ; de sorte qu'en définitive la distribution en séries naturelles se poursuivrait sans difficulté jusqu'aux degrés inférieurs.

CLASSIFICATION DES MOUSSES.

On s'accorde à reconnaître aujourd'hui, à l'exemple de Schimper, les deux séries des Mousses *vraies* et des Mousses *anomales*. Cette division répond en effet à de nombreuses différences dans l'organisation et le mode de développement. Voici celles qui ressortent de l'étude du fruit :

MOUSSES ANOMALES.	VRAIES MOUSSES.
Coiffe se rompant irrégulièrement.	Coiffe à rupture régulière.
Columelle nulle ou incomplète, se terminant au-dessous du sporange.	Columelle continue de la base au sommet de l'urne, traversant le sporange.
Lacune nulle ou en forme de voûte.	Lacune en forme de manchon.

Les Mousses anomales comprennent trois familles très distinctes que l'on peut caractériser ainsi :

Réceptacle accrescent en pseudopode. Sporange en forme de dôme, non entouré d'une lacune ; columelle incomplète.	Déhiscence du sporogone operculaire ; rupture de l'épigone tardive. Columelle entièrement résorbée à la maturité............	*Sphagnacées.*
	Déhiscence du sporogone valvaire ; rupture de l'épigone hâtive. Columelle seulement rétractile..............	*Andreæacées.*

Réceptacle non accrescent. Sporange réduit à quelques cellules fertiles isolées, entourées d'une lacune. Columelle nulle. Épigone rudimentaire, à rupture prématurée............. *Archidiacées*.

Pour les vraies Mousses, la distribution méthodique présente des difficultés que l'insuffisance des documents relatifs à l'organisation de beaucoup de types exotiques ne permet pas dès maintenant de résoudre. Nous nous bornerons à indiquer ici quelques divisions s'appliquant aux familles indigènes, sans rien préjuger de leur valeur absolue. Nous inclinons à penser toutefois qu'un jour on pourra trouver dans cette voie les caractères dominateurs.

D'abord la tendance des bryologues à abandonner de plus en plus la division primordiale des Cléistocarpes nous paraît reposer sur des motifs plus spécieux que réels. Il n'est pas douteux que ce groupe ne forme le passage naturel entre les Mousses imparfaites et les vraies Mousses; à ce titre, il mérite d'être conservé. La forme de leur sporange n'est pas la même que chez les Stégocarpes, celle de la lacune qui l'entoure est différente aussi; ces deux caractères ajoutent leur importance à celui si net, quoi qu'on ait pu dire, de l'absence d'un opercule. Sans doute, et c'est ce qui a pu lui enlever de la valeur dans l'appréciation de plusieurs botanistes, plusieurs genres de Stégocarpes ont une capsule qui reste de fait indéhiscente, soit que la différenciation de l'opercule demeure incomplète (*Astomum*), soit que l'adhérence de la columelle empêche ou retarde la chute de l'opercule d'ailleurs bien conformé (*Systegium*, *Hymenostomum*). Il n'en est pas moins vrai que l'organisation intérieure de l'urne reste très distincte de celle qu'on remarque chez les vraies Phascacées.

D'autres spécialistes ont cru trouver un autre argument contre la conservation du groupe des Cléistocarpes dans ce fait que l'appareil végétatif de certains genres les rapproche de familles distinctes du groupe des Stégocarpes. Ainsi les Éphémérées seraient des Funariées, les *Phascum* des Pottiacées, les *Pleuridium* des Trichostomées, les *Voitia* des Splachnacées, etc. A ceci nous répondrons que l'on doit se laisser

guider pour établir les divisions d'ordre supérieur sur l'importance des caractères. Or celui de l'organisation du fruit, sur lequel repose la distinction des Cléistocarpes, l'emporte incontestablement sur ceux des feuilles, qui ont seuls permis de faire les rapprochements indiqués plus haut. L'importance exagérée attribuée aux plus minutieux détails histologiques a porté quelques botanistes aux groupements les plus étranges : comme exemple citons seulement les *Sphagnum*, que C. Müller rapproche des *Leucobryum* uniquement d'après le tissu des feuilles. On ne saurait trop réagir contre une méthode fausse en elle-même et conduisant à de telles applications. On doit tenir compte, sans doute, des différences de tissus, même des plus légères, quand elles sont constantes, sans pour cela les faire sortir du rang secondaire qui leur convient.

Concluons donc qu'il faut conserver la division des Mousses Cléistocarpes, tout en laissant le champ libre aux sous-divisions secondaires qu'on peut avantageusement y établir.

Les Mousses Stégocarpes, caractérisées par la déhiscence operculaire de la capsule, forment pour nous cinq groupes que distinguent à la fois les modes de croissance et de rupture de l'épigone, ainsi que la structure de la vaginule.

A. Épigone produit par un méristème à deux directions d'accroissement, se rompant vers son milieu ou au-dessus.		1. *Téleutocarpes*.
B. Épigone à croissance exclusivement basipète, se rompant vers sa base.		
a. Pédoncule de l'archégone jamais accrescent ou confondant sa croissance avec celle du sac archégonial. Vaginule.................	formée par la plante entière.	2. *Bolbocarpes*.
	formée par un rameau feuillé.	3. *Cladocarpes*.
b. Pédoncule de l'archégone possédant une accrescence propre ou confondue avec celle du réceptacle, mais distincte de celle du sac archégonial.	Inflorescence latérale. Réceptacle toujours accrescent....	4. *Pleurocarpes*.
	Inflorescence terminale. Réceptacle très rarement accrescent.........	5. *Acrocarpes*.

1. Nous donnons le nom de *Téléutocarpes* aux plantes du premier groupe pour indiquer un des traits les plus saillants de leur mode de végétation. Les rameaux destinés à devenir fructifères ont une croissance prolongée; d'abord latents sous les écailles d'un rhizome ou d'une tige principale, ils s'allongent ensuite pendant plusieurs années, donnent naissance parfois à des anthéridies, accidentellement à des archégones latéraux, puis finissent normalement par produire un fruit terminal qui marque la fin de leur végétation. Ici les cas d'innovation latérale sont excessivement rares; c'est de la base que partent les nouvelles tiges de remplacement, sans relation de position avec celles qui périssent après avoir fructifié. Une foule d'autres détails de structure séparent encore ce groupe, qui, dans nos régions, ne comprend que les Polytrichacées: tels sont les deux lacunes de leur capsule, l'une intérieure et l'autre extérieure au sporange, leur opercule extrêmement épaissi au sommet et strié longitudinalement à la base, leur péristome massif, leur columelle articulée et formant tympan au sommet, etc.

2. Les *Bolbocarpes* se réduisent à la famille des Buxbaumiacées. Leur nom indique que l'axe feuillé, tout entier accrescent après la fécondation, se change en vaginule imitant une sorte de bulbe à la base du sporogone. Leur tige ne se ramifie jamais.

3. Les *Cladocarpes* comprennent à la fois des familles où l'inflorescence est terminale (Hedwigiées), et d'autres où elle est latérale (Cryphées, Fontinales): il en résulte une division toute naturelle.

4. Aux caractères des *Pleurocarpes*, il faut ajouter que leur tige essentiellement vivace ne produit jamais d'innovation au-dessous du fruit, tandis que les tiges des Acrocarpes ne peuvent devenir polycarpiques que par ce mode d'innovation. La symétrie que conserve la coiffe après sa rupture est assez constante pour servir à la répartition des familles. On aurait ainsi les Orthomitriées, telles que les Hookériacées, et les Plagiomitriées, comprenant les nombreux types des Neckéracées et des Hypnacées.

5. Enfin l'immense série des *Acrocarpes*, malgré les difficultés qu'elle oppose à l'établissement d'une classification méthodique, semble se prêter aux divisions suivantes :

Pas de lacunes ni de résorptions internes dans l'épigone.	
Épigone cylindrique, épaissi........................	*Cylindromitriées.*
Épigone campaniforme, mince........................	*Leptomitriées.*
Lacune formée sans résorption. Épigone très ample.......	*Physcomitriées.*
Épigone présentant des résorptions dans ses couches internes.	
Épigone lisse ou seulement papilleux.	
Épigone cylindrique ou fusiforme..................	*Rhynchomitriées.*
Épigone conique.................................	*Conomitriées.*
Épigone strié longitudinalement....................	*Rhabdomitriées.*

Les Cylindromitriées correspondent à la famille des Bryacées. Outre la forme cylindracée qu'elle possède avant sa rupture, leur coiffe est remarquable par son mode de déchirure longitudinale et sa caducité.

Les Leptomitriées, comprenant les Splachnacées, Schistostégacées, comptent parmi leurs caractères distinctifs la forme raccourcie et très ordinairement resserrée de la vaginule.

Les Physcomitriées, par l'aspect vésiculaire de leur coiffe, sont faciles à reconnaître entre toutes ; ainsi les Funariées et les Encalyptées.

La distinction cesse d'être aussi nette entre les Rhynchomitriées et les Conomitriées, car elle repose sur une particularité du développement. Toutefois la coiffe qui reste très fréquemment symétrique dans celles-ci, et devient constamment oblique dans les premières, suffit ordinairement à les séparer.

Enfin les Rhabdomitriées ont un épigone que son épaississement inégal et souvent énorme rend éminemment caractéristique. Telles sont les Tétraphidées, les Orthotricées, et quelques genres voisins reliant cette dernière famille aux Grimmiacées (*Coscinodon*, *Ptychomitrium*, *Glyphomitrium*).

CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

En terminant cette étude, nous ferons ressortir les principaux résultats suivants :

L'appareil femelle des Muscinées n'est pas l'homologue de celui des Cryptogames vasculaires. Il mérite seul le nom d'*archégone* au sens strict et étymologique du mot.

Cet organe est de nature axile, et les paraphyses qui l'entourent sont de nature foliaire.

Le sporogone qui résulte de l'oosphère fécondée ne forme pas génération alternante avec la plante sexuée : aussi ne remarque-t-on pas entre eux de balancement organique. La perfection de l'un et de l'autre s'accentue progressivement suivant une direction parallèle.

L'enveloppe du sporogone a des origines diverses : elle résulte souvent du sac archégonial accru après la fécondation; parfois, au contraire, elle provient en totalité ou pour la plus grande partie des organes voisins accrescents. Il faut un terme spécial pour la désigner, nous adoptons celui d'*épigone*.

Les Mousses seules, à l'exclusion des Hépatiques, possèdent une coiffe véritable.

La vaginule a chez les Mousses les provenances les plus variées : tantôt constituée par la base persistante du sac épigonial, tantôt creusée par le sporogone dans les tissus de la plante mère, tantôt enfin formée par l'accrescence de ces derniers.

Les observations consignées dans ce mémoire ont été faites au laboratoire des Facultés catholiques d'Angers sur les plantes de l'ouest de la France, étendues aux espèces de la région méditerranéenne au laboratoire de recherches du Jardin des plantes de Montpellier, enfin complétées au laboratoire d'organographie et de physiologie du Muséum d'histoire naturelle de Paris. Je prie les directeurs de ces deux derniers établissements, MM. Ch. Flahault et Van Tieghem, de recevoir ici l'expression de ma vive reconnaissance pour leur bienveillant accueil et leur courtoise hospitalité.

Je dois remercier aussi tout spécialement M. Sirodot, doyen de la Faculté des sciences de Rennes, de la direction qu'il a bien voulu accorder à mes premières recherches d'organogénie.

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE 9.

Archégones des Muscinées.

Fig. 1. Archégone terminal du *Sphagnum cuspidatum* en voie de formation ($\frac{380}{1}$).
Fig. 2. Cellule terminale du rameau fertile du *Lejeunia inconspicua* se cloisonnant pour former l'archégone ($\frac{450}{1}$).
Fig. 3. Archégone asymétrique du *Sphærocarpus Michelii* accompagné d'une paraphyse ($\frac{250}{1}$). — *b*, section transversale.
Fig. 4. Archégone claviforme du *Conomitrium Julianum.*
Fig. 5. Section transversale à travers le sommet du col.
Fig. 6. Archégone à long col de l'*Atrichum undulatum.*
Fig. 7. Section de la région ventrale.
Fig. 8. Section de la région du col.
Fig. 9. Archégone adulte du *Sphagnum cuspidatum.* — *a*, pédoncule; *b*, ventre; *c*, col.
Fig. 10. Section transversale du col.
Fig. 11. Section à travers la région ventrale.
Fig. 12. Archégone sessile du *Pellia calycina.*
Fig. 13. Section du col (du même).
Fig. 14. Section du ventre de l'archégone (du même).
Fig. 15. Archégone du *Madotheca platyphylla.*
Fig. 16. Section du col.
Fig. 17. Section de la région ventrale.

PLANCHE 10.

Archégones et stomates des Anthoceros. — *Différenciation externe du sporogone.*

Fig. 18. Sommet végétatif de l'*Anthoceros punctatus,* montrant les stomates sur deux rangs.
Fig. 19. Un stomate vu de face.

Fig. 20. Section longitudinale.
Fig. 21. Archégone non différencié et encore fermé.
Fig. 22. Archégone adulte et ouvert.
Fig. 23. Section transversale du col.
Fig. 24. *Conomitrium Julianum.* — Jeune sporogone.
Fig. 25. *Leptobryum piriforme.* — Jeune sporogone.
Fig. 26. *Ephemerum stenophyllum.* — Sporogone très jeune.
Fig. 27. Le même, différencié.
Fig. 28. Section longitudinale du même.
Fig. 29. *Aneura pinguis.* — Sporogone au moment de la formation du sporange : *a*, pied; *b*, soie; *c*, urne.
Fig. 30. *Frullania dilatata.* — Jeune sporogone au moment où se forme le pied par bourgeonnement des cellules basilaires.
Fig. 31. *Lepidozia reptans.* — Pied du sporogone séparé de la soie par un étranglement.
Fig. 32. *Hedwigia ciliata.* — Jeune sporogone à long pied perforant, inclus dans l'axe du rameau feuillé.
Fig. 32 *bis. Archidium phascoides.* — Très jeune fruit, immédiatement avant la rupture de l'épigone.

PLANCHE 11.

Formation des spores. — Élatères. — Péristome.

Fig. 33. Cellules mères des spores du *Marchantia polymorpha* en séries linéaires et par groupes de 4, 8 et 16 (*a*, *b*, *c*); (*d*), les mêmes pendant la formation des spores; *e*, spores en tétrades occupant la place des cellules mères résorbées.
Fig. 34-35. Formation des spores dans le *Madotheca platyphylla.*
Fig. 36. Jeune spore du *Pellia epiphylla* avec son hile (*h*).
Fig. 37. La même, adulte et cloisonnée.
Fig. 38. Élatère du *Lejeunia* terminée par un empatement.
Fig. 39. Élatère cloisonnée et annelée de l'*Aneura pinguis.*
Fig. 40. Sporogone de l'*Aneura pinguis*, encore enveloppé de l'épigone.
Fig. 41. Sporogone du *Pellia epiphylla.*
Fig. 42. Section transversale à travers l'opercule et le péristome du *Tetraphis pellucida.*
Fig. 43. Section au sommet de l'opercule de l'*Oncophorus glaucus.*
Fig. 44. Même section prise à la base.
Fig. 45. Section de l'opercule et du péristome de l'*Atrichum undulatum.*
Fig. 46. Section de l'opercule et du péristome de l'*Orthotrichum cupulatum.*
Fig. 47. Section de l'opercule et du péristome du *Fontinalis antipyretica.*
Fig. 48. Section longitudinale à la base de l'opercule du *Cinclidotus riparius.*

PLANCHE 12.

Développement de l'épigone des Hépatiques.

Fig. 49. *Riccia cristallina.* — Archégone fécondé.
Fig. 50. Jeune fruit.
Fig. 51. *Sphærocarpus Michelii.* — Archégone fécondé.
Fig. 52. Jeune fruit.
Fig. 53 *Frullania dilatata.* — Sommet du rameau fertile.
Fig. 54. Section longitudinale à travers le fruit jeune.
Fig. 55. La même dans un fruit presque mûr.
Fig. 56. *Radula complanata.* — Inflorescence fructifère.
Fig. 57. Section transversale du fruit immédiatement avant la rupture de l'épigone.

PLANCHE 13.

Développement de l'épigone.

Fig. 58. *Pellia epiphylla.* — Très jeune fruit. L'épigone dans sa croissance emporte sur ses flancs les paraphyses du réceptacle.
Fig. 59. *Sphagnum cuspidatum.* — Jeune fruit.
Fig. 60-61. États successifs du même.
Fig. 62. *Physcomitrella patens.* — Jeune fruit.
Fig. 63. Le même immédiatement avant la rupture de l'épigone.
Fig. 64. *Lejeunia inconspicua.* — Section longitudinale à travers le fruit mûr, montrant les élatères verticales et fixées aux deux extrémités, le réceptacle accru en pseudopode (*p*).
Fig. 65. *Calypogeia trichomanis.* — Section longitudinale à travers le fruit très jeune encore, montrant la formation simultanée de l'épigone et du sac extérieur en direction basipète.

PLANCHE 14.

Coiffe et vaginule.

Fig. 66. *Orthotrichum anomalum.* — Section transversale du sommet de l'épigone.
Fig. 67. *Tetraphis pellucida.* — Section transversale de l'épigone.
Fig. 68. *Leucodon sciuroides.* — Section transversale de l'épigone.
Fig. 69. Section longitudinale du même.
Fig. 70. *Conomitrium Julianum.* — Section longitudinale à la base de l'épigone, montrant les cellules orientées obliquement et à parois minces au lieu où se produira la rupture.
Fig. 71. *Pterygophyllum lucens.* — Section transversale de l'épigone. Cellules toutes à parois minces.

Fig. 72. *Pleuridium alternifolium.* Épiderme à la hauteur du cercle de déhiscence. La bande préparant la rupture est formée de cellules plus petites.

Fig. 73. *Atrichum undulatum.* Bande de rupture formée de cellules sans chlorophylle et jamais pilifères.

Fig. 74. *Polytrichum juniperinum.* Rupture de l'épigone au-dessus de son milieu, la portion inférieure formant vaginule.

Fig. 75. *Diphyscium foliosum.* Tige entière renflée en bulbe et servant de vaginule.

Fig. 76, 77, 78. *Leptodon Smithii.* Développement des paraphyses.

Vu et approuvé, Paris, le 7 novembre 1883.

Le Doyen de la Faculté des sciences,

MILNE EDWARDS.

Vu et permis d'imprimer, le 8 novembre 1883.

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

GRÉARD.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

ZOOLOGIE. — Des infusoires.

BOTANIQUE. — Diagramme floral dans les principales familles de Monocotylédones.

GÉOLOGIE. — Constitution du premier grand groupe naturel de la série paléozoïque. — Caractères des différentes parties de ce groupe, leurs affinités entre elles. — Limites inférieure et supérieure.

Vu et approuvé, Paris, le 8 novembre 1883.

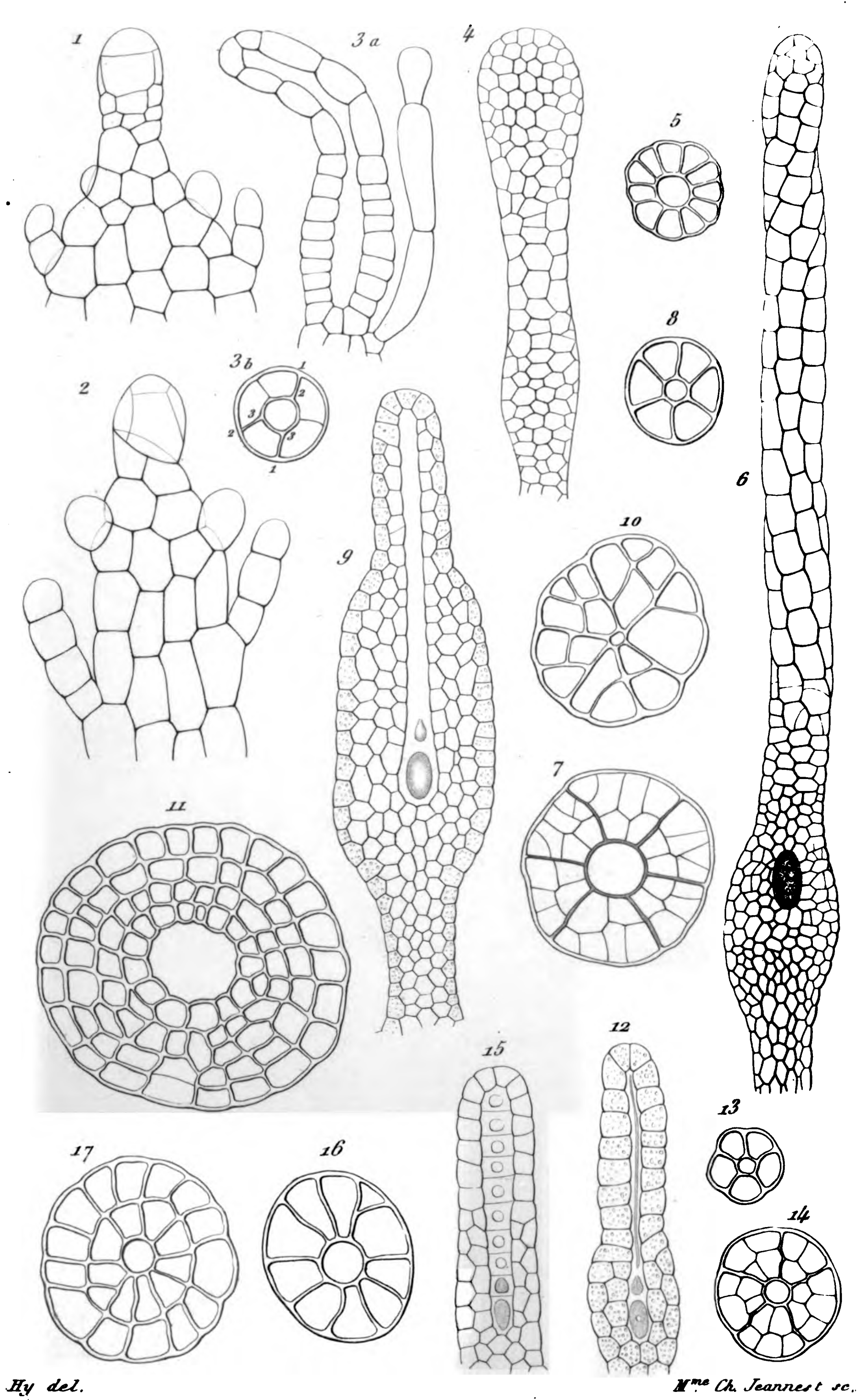
Le Doyen de la Faculté des sciences,

MILNE EDWARDS.

Vu et permis d'imprimer, le 8 novembre 1883.

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

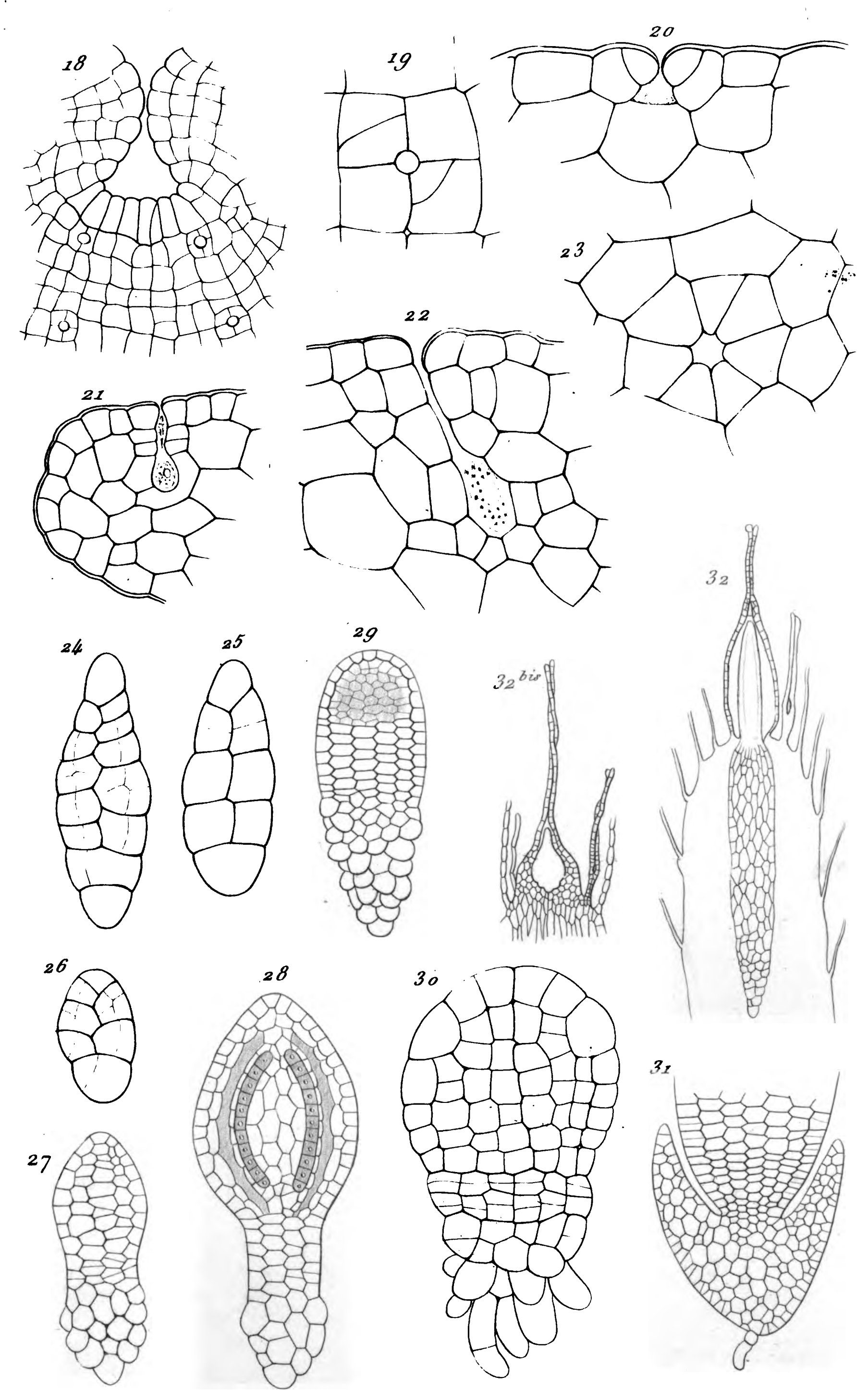
GRÉARD.



Hy del. Mme Ch. Jeannest sc.

Développement de l'archégone des Muscinées.

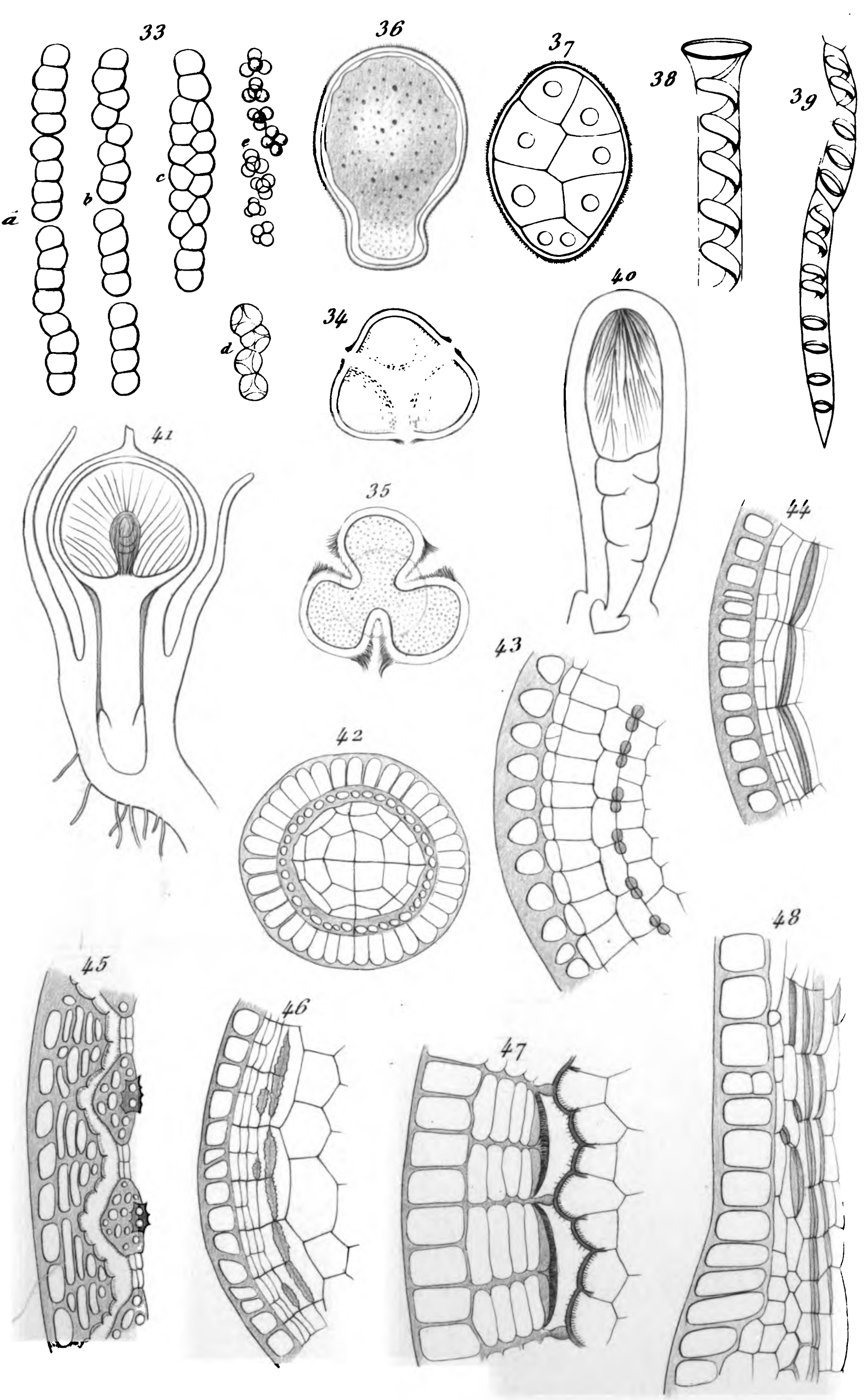
Imp. Lemercier et Cie Paris



Hy del. Mme Ch. Jeannest sc.

Développement de l'archégone et du sporogone des Muscinées.

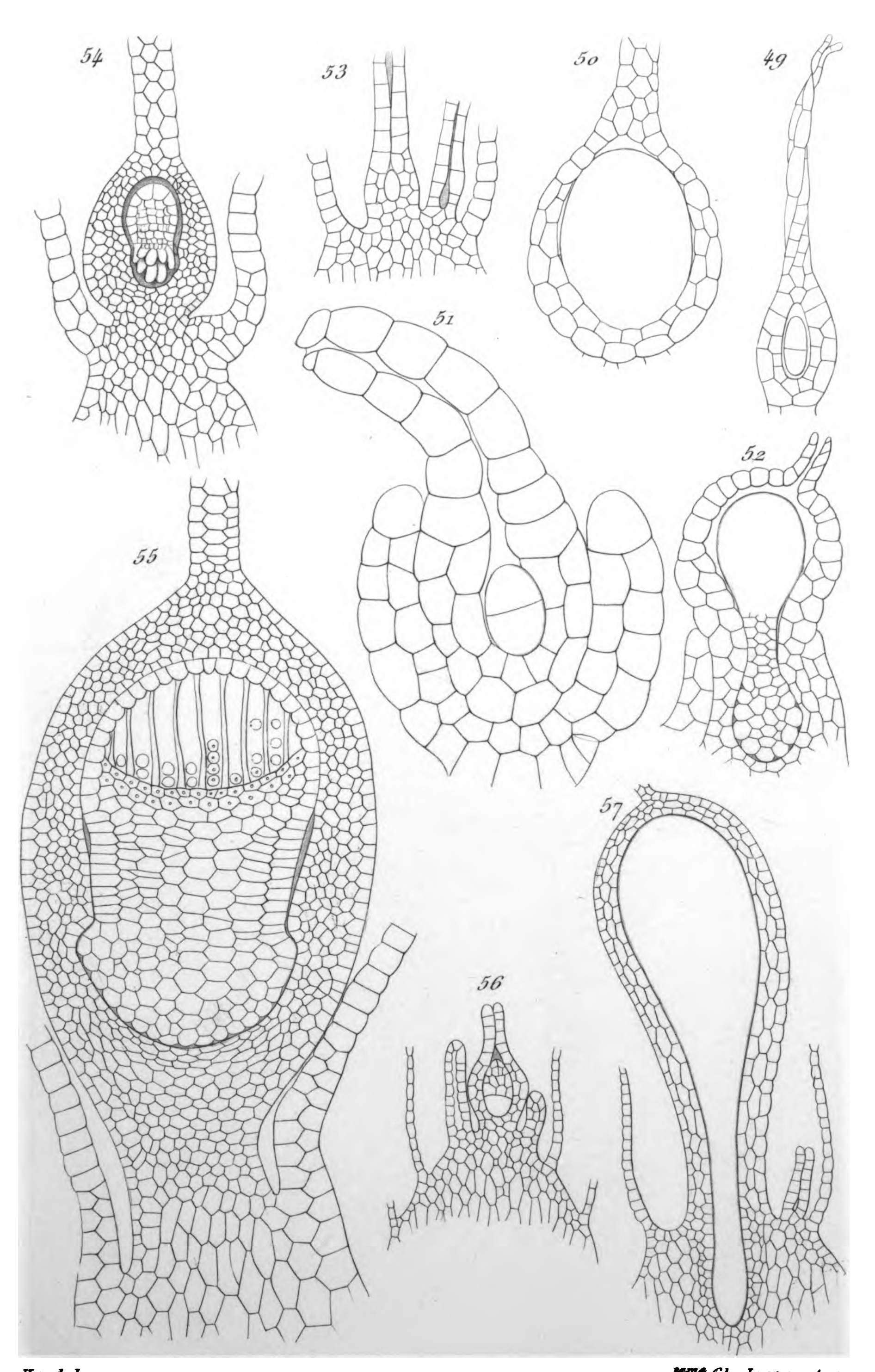
Imp. Lemercier et Cie Paris.



Hy del. Mme Ch. Jeannest sc.

Formation des spores des Muscinées – Elatères – Péristome.

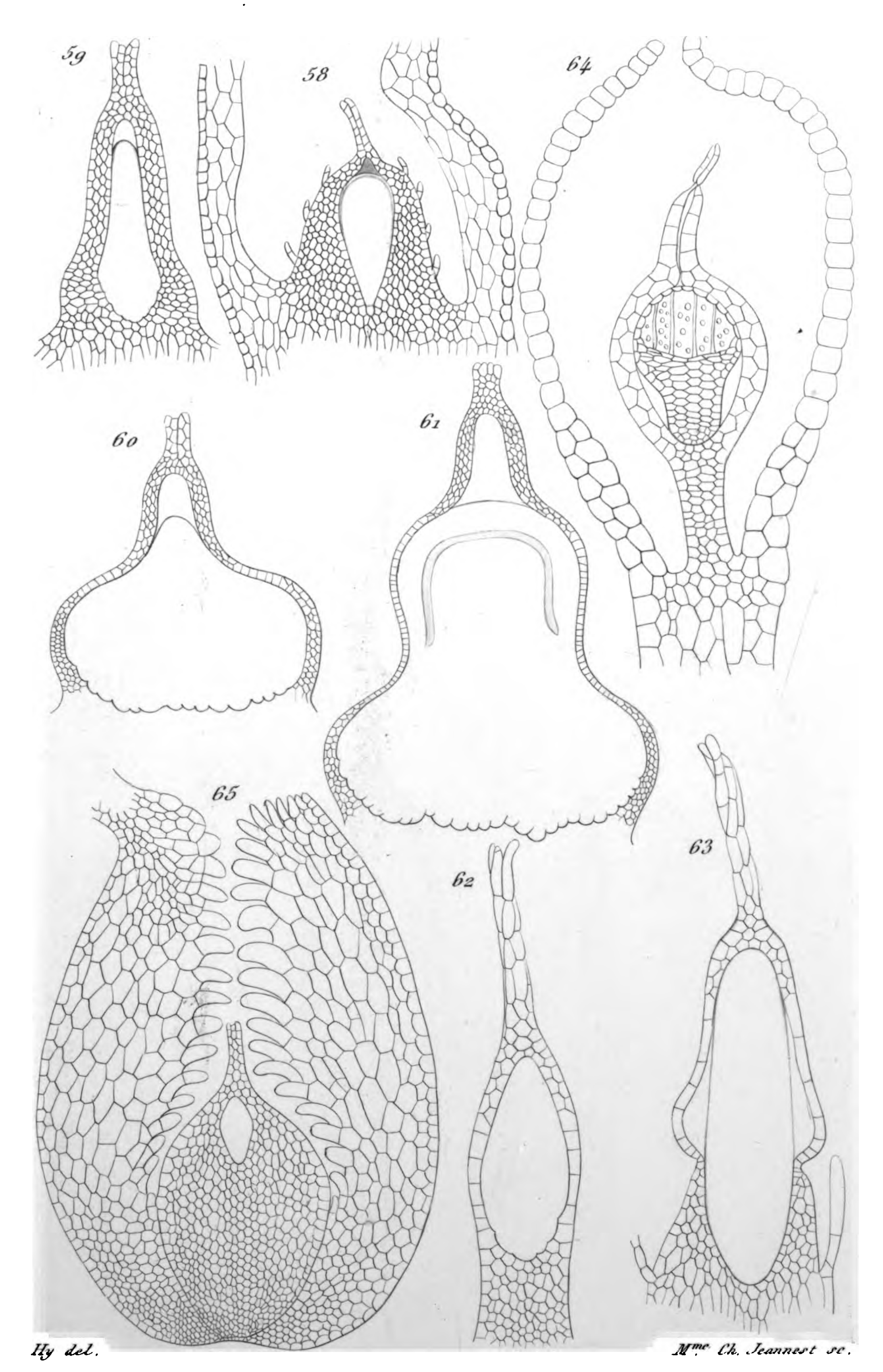
Imp. Lemercier et Cie Paris.



Hy del. Mme Ch. Jeannest sc.

Développement de l'épigone des Muscinées.

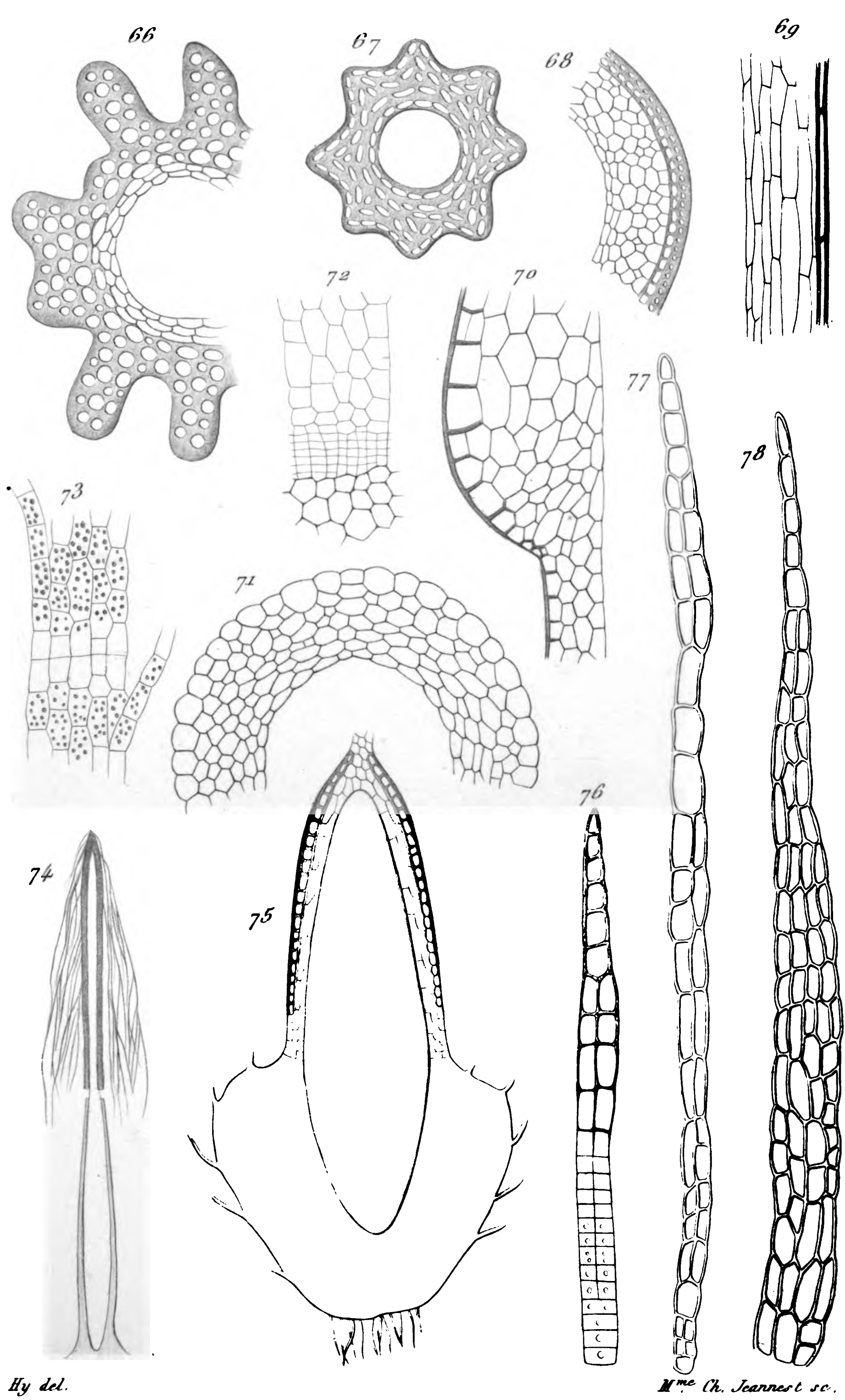
Imp. Lemercier et Cie Paris



Hy del. Mme Ch. Jeannest sc.

Développement de l'épigone des Muscinées.

Imp. Lemercier et Cie Paris.



Hy del. *Mme Ch. Jeannest sc.*

Coiffe et vaginule des Muscinées.

Imp. Lemercier et Cie Paris.



